Linzer biol. Beitr.	41/1	69-214	30.8.2009

Mollusca (Gastropoda) aus dem Abri von Elsbethen (Zigeunerwand, Kat.-Nr. 1526/9; Salzburg): Rekonstruierte Faunenabfolgen vom Spätglazial bis zum mittelholozänen Klimaoptimum und Versuch überregionaler Korrelationen

C. FRANK

A b s t r a c t : **Mollusca (Gastropoda) from the abri near Elsbethen (cat. no. 1526/9; Salisbury, Austria): faunal sequences from the late glacial up to the climatic optimum; surregional correlations**. – Fifty-five sediment samples from the "Zigeunerwand" near Elsbethen and single shells from stratified layers were investigated. The samples contained abundant shell remains from 72 species of Gastropoda, altogether 8911 specimens. Based on the comparative analysis of the thanatocoenoses, it was possible to correlate different late glacial, early and middle holocene periods. Three of the samples represent most probably the Older Dryas (cooling), seven (possibly nine) the Alleröd oscillation (warming) and three the Younger Dryas (cooling). Furthermore, one assemblage corresponds to the beginning Preboreal (warming), six refer to the optimum and two possibly the decline of this period. Six assemblages coincide with the Boreal and six the Atlantic period with further increase in temperature.

Alterations in climate and vegetation, which definitely characterized these periods, were discussed. The environmental and climatic changes in the investigated area are shown by the Gastropoda: During the Preboreal, the number of demanding species increased; later, in the Atlantic, the assemblage diversity was already similar to the recent conditions. The high amounts of *Vallonia costata* in the samples of Late Glacial and early Holocene and its decrease to the end of Preboreal or its nearly complete disappearance during the Boreal are corresponding to the situation in other localities. The assemblage diversity, the mass invasion of woodland fauna, the high frequencies of Clausiliidae, Oxychilidae and Limacidae, as well as the increase in *Carychium tridentatum* are comparable too. The arrival of *Discus rotundatus* during the Boreal, its increase during the Atlantic and the gradual retreat of *D. ruderatus* are corresponding to the other European findings, although its arrival is rather early like in Southern England. The *Carychium tridentatum* maximum seems also to be attained earlier on the northern border of the Alpine region. During the Atlantic, it seems to decrease there again, but its reexpansion during the Epiatlantic period which was not assignable is not excluded. Demanding woodland elements like *Platyla polita*, *Renea veneta*, *Pagodulina pagodula*, *Cochlostoma septemspirale*, *Ruthenica filograna* etc. appear late, some of them only in the Atlantic, some of them already during the Preboreal. Noticeably, the cooling of the Younger Dryas seems to be manifested in some cases only during the transition phase to the Preboreal: The woodland fauna s. str. decreases from 14.7% (Younger Dryas) to 8.6% (beginning of the Preboreal), then increases rapidly, also the woodland elements s. l. [without the ecological unit W(M), which decreases from 24.9% to 20.0%].

The comparison of the ecological units shows, that the climate in this region was more humid and presumably warmer than today: During the Atlantic, the open ground and steppe elements decline, whereas the woodland expanded more and more. Also the immigration of southern elements became evident.

Key words: Gastropoda, late glacial, middle holocene.

Inhalt

1. Einleitung

Das Abri von Elsbethen („Zigeunerhöhle"), eine durch fluviatile Erosion im weichen Gosaumergel entstandene Halbhöhle, liegt zwischen Glasenbach und Elsbethen, am Fuß eines kleinen, sich in NS-Richtung längs der Halleiner Landstraße erstreckenden Berges. Südlich der auf der Friedhofsterrasse stehenden Rainer Kaserne befindet sich eine aus zwei, durch einen Sattel verbundenen Erhebungen bestehende Kuppe. An der Ostflanke der nördlichen Erhebung öffnet sich das Abri in eine etwa 20 m hohe Felswand (Abb. 1, 2). Es ist etwa 50 m lang und liegt auf der Parzelle 332/5 der Gemeinde Elsbethen (Besitzer: Dr. Lukas RETTENBACHER). Elsbethen liegt am Übergang von den nördlichen Kalkalpen zum Alpenvorland. Der Landschaftscharakter ist eher alpin. Der Fundort gehört zum Salzburger Becken, das nach N über die Salzach und den Inn in die Donau entwässert.



Abb. 1: Abri von Elsbethen, Sommer (Foto: Mag. pharm. DDr. Ch. RETTENBACHER, Klosterneuburg).



Abb. 2: Abri von Elsbethen, Winter (Foto: Mag. pharm. DDr. Ch. RETTENBACHER, Klosterneuburg).



Abb. 3: Schichtenaufschluss, Grabung 1986 (unter dem Kindergrab): 19j/20hijk (Foto: Mag. pharm. DDr. Ch. RETTENBACHER, Klosterneuburg).



Abb. 4: Schichtenaufschluss, Grabung 1986 (unter dem Kindergrab): 19l/20kl (Foto: Mag. pharm. DDr. Ch. RETTENBACHER, Klosterneuburg).

Absolute Daten (RETTENBACHER & TICHY 1994: 625–627, 637, Abb. 1, 2; Beschreibung des Grabes: 631–636, Abb. 4, 5; RETTENBACHER 1999):
6.680–7.100 a BC (= 8.680–9.100 a BP [Abk. einmal erklären]): Skelett (Rippen)
11.620 ± 145 a BP (Kulturschichte neben dem Grab)

11.130 ± 125 a BP (Tierknochenreste).

Ein im Abri entdecktes Grab ist frühmesolithisch (Beuronien). Es enthält das Skelett eines 2½- bis 3-jährigen Kindes. Aus der Grabhöhle und der darüber liegenden Brandschicht wurden Steinartefakte geborgen, in der Brandschicht außerdem ein bearbeiteter Eber-Hauer (Abb. 3, 4, Schichtaufschluss unter dem Grab).

Die Pollenanalyse aus den Sedimenten der Grabgrube (Schicht D) lässt den Schluss auf mesolithisches Alter der Schicht zu: Es überwiegen die Pollen von *Artemisia*, *Bromus*, Gramineen, *Pinus*; gefolgt von Brassicaceen, *Alnus*, *Betula*; durch je zwei Pollenkörner vertreten sind die Gattungen *Picea*, *Filipendula*, *Rumex*, durch je eines die Gattungen *Salix* und *Juniperus*, eine Umbellifere und eine Rubiaceae.

Die geographische Lage der Fundstelle, die Fundumstände, die archäologische Reichhaltigkeit, die Möglichkeit der paläobotanischen Befundung und die absoluten Datierungen bilden eine Konstellation, die eine detaillierte Bearbeitung lohnenswert macht: Molluskenbefunde vom Spätglazial bis ins Mittelholozän in nördlich-randalpiner Lage, ergänzt durch absolute Daten, archäologischen und paläobotanischen Befund, ließen aufschlussreiche Ergebnisse erwarten. Außerdem ist die gegenwärtige Molluskenfauna des näheren und weiteren Fundgebietes gut bekannt.

2. Material und Methode

Im Rahmen seiner Dissertation wurden mir von Herrn Mag. pharm. DDr. RETTENBACHER 55 Proben zur Bearbeitung überlassen. Es waren größtenteils Sedimentproben von < 1 l, außerdem einige stratifizierte Einzelaufsammlungen. Die Proben wurden nach der herkömmlichen Methode über Sieben verschiedener Maschenweite geschlämmt, getrocknet und ausgesucht. Da die Molluskenführung reichlich und die Schalen bzw. -fragmente gut erhalten waren, konnte das Material optimal ausgewertet werden.

3. Die heutigen Waldgesellschaften des Gebietes

Nach MAYER (1974: 285 [Abb. 63], 291, 292).

Die Salzburger Kalkalpen und das Salzkammergut liegen im Nördlichen randalpinen Fichten-Tannen-Buchenwaldgebiet, mit den Leitgesellschaften Abieti-Fagetum (Fichten-Tannen-Buchenwald) und Fagetum (Buchenwald). In montanen Lagen (600–1300/1400 m): Fichten-Tannen-Buchenwald, tiefmontan: Buchenwald; als Dauergesellschaften Fichten-Tannenwald, Fichten-, Kiefern-, Bergahorn-, Weißerlenwald. In submontanen Lagen (300–600 m): Eichen-Buchenwald, edellaubbaumreicher Laubmischwald, Latschenhochmoore.

Geringe Massenerhebung bei großer Reliefenergie; überwiegend Karbonatgesteine (Trias), mit breiter Flyschzone. Feuchte bis sehr feuchte, subozeanische, randalpine

Niederschlagsstaulage; sehr schneereich; ausgeprägtes sommerliches Niederschlags-maximum. Im Randalpengebiet 1100–2100 mm Jahresniederschlag, doch lokal und regional unterschiedlich.

Die Bewaldungsdichte ist hoch (40–60/80 %), mit großem Anteil an Waldalmen. Randalpine Laubmischwaldregion mit viel Fichte, Buche, Tanne (auch Lärche, Kiefer) und reichlichem Tieflagen-Vorkommen von Edellaubbäumen; Esche, Bergahorn (auch Eibe); dominierend Fichten-Ersatzgesellschaften.

Das Fundgebiet liegt im westlichen und mittleren Wuchsbezirk (5.1.c. nach MAYER 1974: 292), mit mitteleuropäischer Ausbildung des Tannen-Buchenwaldes, mit *Festuca altissima* und reichlich subatlantischen Elementen (*Ilex*, besonders *Taxus*). Es ist ein ausgeprägtes Westwettergebiet und um 300–600 mm niederschlagsreicher als das anschließende Zwischenalpengebiet (mittlerer Jahresniederschlag: 1400–1800 mm; lokal Spitzenwerte). – Überwiegend mäßig winterkalte Standorte am Alpenrand (Jännermittel: –1 bis –2 °C), mit tief- bis submontanem Charakter der voralpinen Fichten-Tannen-Buchenwälder.

Die Kalkalpen mit ausgeprägten, zur Verkarstung neigenden Plateauflächen; teilweise schon buchenbeherrschter Flyschgürtel. Dominierend buchenreiche Abieti-Fageten; im Seengebiet noch reichlich subatlantische Elemente (*Ilex*, *Taxus*, s. o.).

Siehe auch: LANG (1994: 94, Abb. 4.3.1-1): Vereinfachte Karte der heutigen Vegetation Europas, dazu auch Tab. 4.3.1.-1 (p. 95–96); derselbe (p. 99; Abb. 4.3.2-1 und 4.3.2-18 auf p. 118): Waldgeschichtliche Regionen Europas mit eingezeichneter Lage der Standarddiagramme; vereinfachte Gehölzpollen-Histogramme aus den Alpen; weiters WALLNÖFER et al. (1993: 156–158).

4. Die rezente Fauna des Gebietes

4.1. Artenliste mit Verzeichnis der für die ökologische Kurzkennzeichnung verwendeten Abkürzungen

Die heute in der näheren und weiteren Umgebung von Salzburg lebende Weichtierfauna ist gut bekannt. Aus der Literatur wurden folgende Fundorte ausgewählt:

1, 2: Elsbethen (434 m); 1 = aus KLEMM (1954), 2 = aus KLEMM (1974)

3, 4: Glasenbach (430 m), Ort südlich von Salzburg; 3 = aus KLEMM (1954), 4 = aus KLEMM (1974)

5, 6, 7, 8: Glasenbachklamm (500 m), östlich von Glasenbach; 5 = aus KLEMM (1954), 6 = aus KLEMM (1974), 7 = aus MELL (1937), 8 = aus REISCHÜTZ (1986)

9: Fager (1063 m), westlich von Glasenbach; aus KLEMM (1974)

10: St. Jakob im Elsbether Fager; aus REISCHÜTZ (1986)

Systematik nach dem Vorschlag von FALKNER et al. (2001).

Die folgende Tabelle umfasst die Fundorte 1–7; die einzelnen Fundmeldungen von Nr. 8–10 werden anschließend aufgelistet. Kommentare und Zitate werden jeweils als Anmerkungen angefügt. Da MELL (1937) in seiner Bearbeitung der Molluskenfauna des Kapuzinerberges interessante und ausführliche Hinweise bezüglich der ökologischen

Ansprüche der vorkommenden Arten liefert, wird einiges davon wörtlich wiedergegeben, was im Zusammenhang mit der vorliegenden Studie von Bedeutung erscheint.

Für die ökologische Kurzkennzeichnung der Arten wurden die folgenden Abkürzungen verwendet:

Gruppe „Waldstandorte“

W = Waldstandorte s.str., Wf = felsbetonte Waldstandorte, Ws = lichte Xerothermwälder, W(Wf) = Wälder bis mittelfeuchte Felsen, Wf(Ws) = Waldfelsen bis lichte Xerothermwälder, Wf(Of) = Waldfelsen bis offene, felsbetonte Standorte, Wt(Wf) = subterran im Wald bis zwischen bewaldeten Felsen, Wt, Wf(H) = subterran im Wald bis zwischen bewaldeten Felsen, auch bis Feuchtbiotope verschiedener Art, W(Ws) = Waldstandorte allgemein bis lichte Xerothermwälder, Ws(S) = lichte Xerothermwälder bis offene, trockene Standorte, Ws(Of) = lichte Xerothermwälder bis offene, felsbetonte Standorte, W, Ws(M) = Wälder, lichte Xerothermwälder bis verschiedene mittelfeuchte Standorte, W(M) = Waldstandorte bis verschiedene mittelfeuchte Standorte, W(Mf) = Wald bis mittelfeuchte, felsige Standorte, Wf(Mf) = felsige Waldstandorte bis mittelfeuchte, felsige Standorte, W(H) = Wälder bis verschiedene Feuchtbiotope, W(Wh) = Wälder bis Feuchtwälder

Gruppe „Trockenbiotope“

S = trockene, offene Standorte allgemein, Sf = felsbetonte, offene Trockenbiotope, S(Sf) = trockene, offene Standorte bis xerotherme Felsen, X = bevorzugt stark trockene Standorte, XS = sehr trockene und trockene, offene Standorte, X(Sf) = bevorzugt stark trockene Standorte bis felsbetonte, offene Trockenbiotope

Gruppe „Offenland“

O = offene Standorte allgemein, Of = offene, felsige Standorte verschiedener Art, O(Of) = offene Standorte allgemein bis felsige, offene Standorte, O(Ws) = offene Standorte allgemein bis lichte Xerothermwälder, O,S(Sf) = offene Standorte allgemein bis trockene, offene Standorte und xerotherme Felsen, Ot(S) = subterran im Offenland, bis Trockenbiotope, O(X) = offene Standorte allgemein bis stark trockene Standorte, O(XS) = offene Standorte allgemein bis sehr trockene und offen-trockene Standorte, O(H) = offene Standorte allgemein bis Feuchtbiotope allgemein

Gruppe „Mesophile Standorte“

M = mittelfeuchte Standorte verschiedener Art, Mf = mittelfeuchte, felsbetonte Standorte, M(W) = mittelfeuchte Standorte verschiedener Art bis Waldstandorte, M(P) = mittelfeuchte Standorte verschiedener Art bis Nassbiotope, M(X) = mittelfeuchte Standorte verschiedener Art bis stark xerotherme Biotope

Gruppe „Feuchtbiotope“

H = Feuchtbiotope verschiedener Art, H(Of) = Feuchtbiotope verschiedener Art bis offene, felsbetonte Standorte, H(M) = Feuchtbiotope bis mittelfeuchte Standorte verschiedener Art, H(Mf) = Feuchtbiotope verschiedener Art bis felsbetonte, mittelfeuchte Standorte, H, M(X) = Feuchtbiotope und mittelfeuchte Standorte verschiedener Art bis stark trockene Biotope, HP = feuchte und nasse Standorte verschiedener Art, H(P) = feuchte, gelegentlich nasse Standorte verschiedener Art

Gruppe „Nassbiotope“

P = nasse Standorte, Sümpfe, Ufer, PPp(L) = seichte, vegetationsreiche Gewässer, periodische Tümpel bis verschiedene stehende Gewässer, Q = Quellen, QI = Quellen und Interstitialgewässer, F = Fließgewässer verschiedener Art, L = größere und kleinere Stehgewässer, QI(FL) = Quellen und Interstitialgewässer, verschiedene Steh- und Fließgewässer, F(L) = Fließgewässer bis verschiedene Stehgewässer, FPpQ = Fließgewässer, temporäre bis sumpfige Kleingewässer, Quellen.

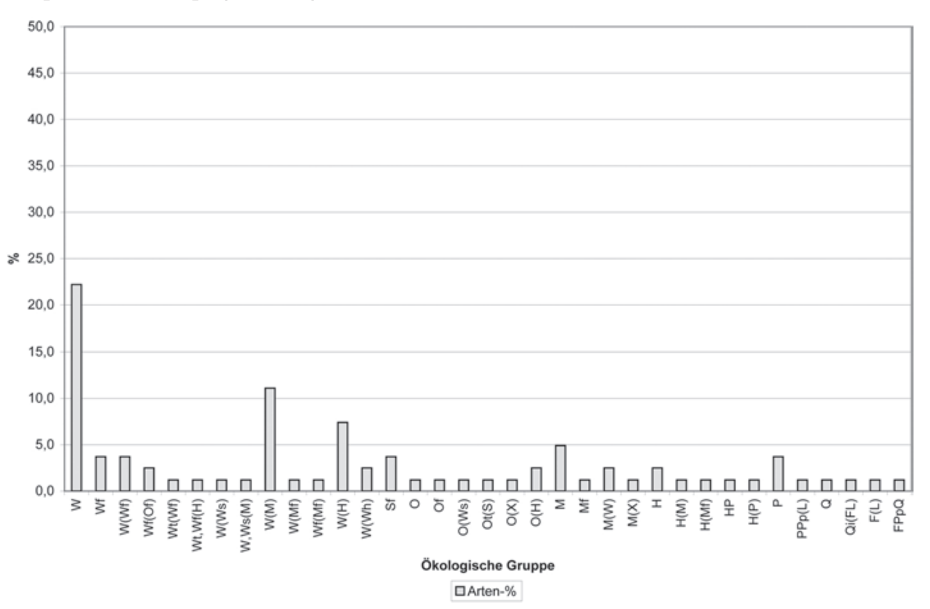


Abb. 5: Artenspektrum der rezenten Mollusken.

Tab. 1: Rezente Fauna des Gebietes. A, siehe Anmerkung – Abb. 5.

Art/Autor/rezente Verbreitung/ökolog. Kurzkennzeichnung	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**A**
Cochlostoma septemspirale (RAZOUMOWSKY 1789); (s-)alp.-w-eur.; Wf(Mf)	+	+	-	-	+	+	+	1
Acicula lineata lineata (DRAPARNAUD 1801); alp.; W(Mf)	-	-	-	-	-	-	+	2
Platyla polita (W. HARTMANN 1840); alp.-m-eur.; W	-	-	-	-	+	+	+	3
Platyla gracilis (CLESSIN 1877); so-alp.; W(Wf)	-	-	-	-	+	+	-	
Renea veneta (PIRONA 1865); s-alp.; W(Wf)	-	-	-	-	+	+	+	
Bythinella cylindrica (v. FRAUENFELD 1857); n-alp.; Q	-	-	-	-	+	-	-	4
Galba truncatula (O.F. MÜLLER 1774); hol.; PPp(L)	+	-	-	-	+	-	+	5
Carychium minimum O.F. MÜLLER 1774; eur.-sibir.; P	-	-	-	-	-	+	-	
Carychium tridentatum (RISSO 1826); (s-)eur.; H(Mf)	-	-	-	-	-	+	+	6
Succinea putris (LINNAEUS 1758); eur.-sibir.; P	-	-	+	+	-	+	-	
Succinella oblonga (DRAPARNAUD 1801); eur.-sibir.; M(X)	-	-	-	-	+	+	+	7
Cochlicopa lubrica (O.F. MÜLLER 1774); hol.; H(M)	-	-	+	+	-	+	-	
Orcula dolium dolium (DRAPARNAUD 1801); alp.-w-karpat.; Wf	-	+	-	-	-	+	+	
Pagodulina pagodula principalis KLEMM 1939; o-alp.-endem.; W	-	+	-	-	+	+	+	8
Argna biplicata excessiva (GREDLER 1856); s-alp.; Wf(Of)	-	-	-	-	+	+	+	9
Vallonia costata costata (O.F. MÜLLER 1774); hol.; O(Ws)	-	-	-	-	-	+	-	
Vallonia costata helvetica (STERKI 1890); eur.-asiat.; Sf	-	-	-	-	-	+	-	
Vallonia pulchella (O.F. MÜLLER 1774); hol.; O(H)	-	-	-	+	-	+	-	
Vallonia excentrica STERKI 1893; hol.; O(X)	-	-	-	+	-	-	-	
Vallonia enniensis (GREDLER 1856); m- u. s-eur.; HP	-	-	-	-	-	+	-	10
Acanthinula aculeata (O.F. MÜLLER 1774); w-pal.; W	-	-	-	-	+	+	+	
Pyramidula pusilla (VALLOT 1801); alp.-med.; Sf	-	+	-	+	-	+	-	
Abida *secale* (DRAPARNAUD 1801); alp.-w-eur.; Wf(Of)	-	+	-	-	-	+	+	11
Chondrina arcadica clienta (WESTERLUND 1883); o-alp.-so-eur.; Sf	+	+	-	-	-	-	-	
Columella edentula (DRAPARNAUD 1805); hol.; H	-	-	-	-	-	+	+	
Vertigo pusilla O.F. MÜLLER 1774; eur.; W(Ws)	-	+	-	-	+	+	+	12
Vertigo substriata (JEFFREYS 1833); boreo-alp.; W(H)	-	-	-	-	+	+	+	13
Vertigo pygmaea (DRAPARNAUD 1801); hol.; O	-	+	-	-	-	+	+	
Vertigo heldi (CLESSIN 1877); m-eur.; O(H)	-	-	-	-	-	+	-	14
Vertigo alpestris ALDER 1838; sibir.-boreoalp.; Wf	-	+	-	-	+	+	+	15
Vertigo angustior JEFFREYS 1830; eur.; H(P)	-	-	-	-	-	+	-	
Ena montana (DRAPARNAUD 1801); m-eur.-alp., karpat.; W	-	+	-	+	+	+	+	16
Merdigera obscura (O.F. MÜLLER 1774); (m-)eur.; W	-	-	-	-	-	+	-	
Cochlodina laminata (MONTAGU 1803); eur.; W	-	+	-	+	-	+	+	17
Paracochlodina orthostoma (MENKE 1828); m- u. o-eur.; W	-	-	-	-	-	+	+	18
Ruthenica filograna (ROSSMÄSSLER 1836); (o-)m-eur.; W	-	-	-	-	+	+	+	19
Macrogastra ventricosa (DRAPARNAUD 1801); eur.; W(H)	+	+	-	+	+	+	+	20
Macrogastra plicatula (DRAPARNAUD 1801); (m-)eur.; W	-	+	-	-	-	+	+	21
Clausilia rugosa parvula (A. FÉRUSSAC 1807); m-eur.; Mf	-	+	-	-	+	+	-	
Clausilia cruciata cruciata (S. STUDER 1820); boreo-alp.; W	-	-	-	-	-	+	+	22
Clausilia dubia (DRAPARNAUD 1805); m-eur.-alp.; Wf	-	+	-	-	-	+	+	23
Balea biplicata (MONTAGU 1803); m-eur.; W(M)	-	+	-	+	+	+	+	
Cecilioides acicula (O.F. MÜLLER 1774); med.-w-eur.; Ot(S)	-	-	-	+	-	-	-	
Punctum pygmaeum (DRAPARNAUD 1801); pal.; M(W)	-	-	-	-	+	+	+	24
Discus rotundatus (O.F. MÜLLER 1774); w- u. m-eur.; W(M)	-	+	-	-	-	+	+	25
Discus perspectivus (MEGERLE V. MÜHLFELD 1816); dinar.-karpat.-o-alp.; W(H)	-	+	-	-	+	+	-	
Vitrea diaphana (S. STUDER 1820); alp.-karpat.; W	-	-	-	-	+	+	+	

Art/Autor/rezente Verbreitung/ökolog. Kurzkennzeichnung	1	2	3	4	5	6	7	A
Vitrea subrimata (REINHARDT 1871); alp.-med.; W	-	-	-	-	-	+	+	
Vitrea crystallina (O.F. MÜLLER 1774); eur.; W(M)	-	-	-	-	+	+	+	26
Vitrea contracta (WESTERLUND 1871); w-eur.; Wt(Wf)	-	-	-	-	-	+	-	
Euconulus fulvus (O.F. MÜLLER 1774); hol.; W(M)	-	-	-	-	+	+	-	
Zonitoides nitidus (O.F. MÜLLER 1774); hol.; P	-	-	+	+	-	+	-	
Oxychilus mortilleti (L. PFEIFFER 1859); s- u. o-alp.; M	-	+	+	+	-	+	+	27
Mediterranea depressa (STERKI 1880); alp.-karpat.; WfWt(H)	-	-	-	-	+	+	-	
Aegopinella pura (ALDER 1830); eur.; W	-	-	-	-	+	+	+	28
Aegopinella nitens (MICHAUD 1831); alp.-m-eur.; W	-	-	-	+	-	+	+	29
Aegopinella ressmanni (WESTERLUND 1883); o-alp.; W(Wh)	-	-	+	+	-	-	-	
Perpolita petronella (L. PFEIFFER 1853); boreo-alp.; H	-	-	-	-	-	+	-	
Aegopis verticillus (LAMARCK 1822); o-alp.-dinar.; W	-	+	-	+	+	+	+	30
Semilimax semilimax (J. FÉRUSSAC 1802); alp.-m-eur.; W(H)	-	-	-	-	+	+	+	
Vitrina pellucida (O.F. MÜLLER 1774); hol.; M	+	+	-	-	-	-	-	
Malacolimax tenellus (O.F. MÜLLER 1774); n- u. m-eur.; W	-	-	-	-	+	-	+	
Arion rufus (LINNAEUS 1758); w- u. m-eur.; M(W)	-	-	-	-	-	-	+	
Arion fuscus (O.F. MÜLLER 1774); eur.; W(M)	-	-	-	-	+	-	+	
Fruticicola fruticum (O.F. MÜLLER 1774); w-asiat., (m-)eur.; W(M)	-	+	-	-	-	+	+	
Trochulus hispidus (LINNAEUS 1758); eur.; M	-	-	-	-	-	+	+	31
Trochulus sericeus (DRAPARNAUD 1801); alp.-m-eur.; W(M)	-	+	+	+	-	+	+	32
Petasina unidentata (DRAPARNAUD 1805); o-alp.-w-karpat.; W(H)	-	+	-	+	-	+	+	
Petasina edentula subleucozona (WESTERLUND 1889); o-alp.; W(H)	-	-	-	-	-	+	+	33
Monachoides incarnatus (O.F. MÜLLER 1774); m-eur.; W	-	+	+	+	-	+	+	34
Urticicola umbrosus (C. PFEIFFER 1828); o-alp.-karpat.; W(Wh)	-	+	-	+	-	+	-	35
Arianta arbustorum arbustorum (LINNAEUS 1758); m- u. n-eur.; W(M)	+	+	-	+	-	+	+	36
Helicigona lapicida (LINNAEUS 1758); w- u. m-eur.; W(Wf)	-	-	-	-	-	+	+	37
Chilostoma achates (ROSSMÄSSLER 1835); o-alp.-endem.; Of	-	-	-	-	+	+	-	
Isognomostoma isognomostomos (SCHRÖTER 1784); alp.-karpat.; W	+	+	-	+	+	+	+	38
Cepaea nemoralis (LINNAEUS 1758); w-eur.; M	-	-	+	+	-	+	+	39
Cepaea hortensis (O.F. MÜLLER 1774); w- u. m-eur.; W(M)	-	+	-	-	+	+	-	
Helix pomatia LINNAEUS 1758; so- u. m-eur.; W,Ws(M)	+	+	-	+	-	-	+	
Euglesa casertana (POLI 1791); kosmopol.; FPpQ	-	-	-	-	+	-	-	
Euglesa personata (MALM 1855); eur.; Ql(FL)	-	-	-	-	+	-	-	
Odhneripisidium tenuilineatum (STELFOX 1918); eur.; F(L)	-	-	-	-	+	-	-	

8: *Malacolimax tenellus* (O.F. MÜLLER 1774)
Arion fuscus (O.F. MÜLLER 1774)
9: *Platyla polita* (W. HARTMANN 1840)
Arianta arbustorum arbustorum (LINNAEUS 1758)
Isognomostoma isognomostomos (SCHRÖTER 1784)
10: *Arion rufus* (LINNAEUS 1758)

Anmerkungen zur rezenten Fauna

1: ad *Cochlostoma septemspirale* (MELL 1937: 255–256): An Bäumen; meidet Stämme mit rauer Rinde. … „In der feuchten Glasenbachklamm leben sie als Bodenschnecken selbst im tropfnassen Falllaub quelliger Mulden in Menge; hier auch in albinen Gehäusen."

2: ad *Acicula lineata*: BOETERS et al. (1989: 60–67, Fig. 42, 62–64, Karte 68, und Fig. 43, 65, Karte 68) trennen *A. lineata* in 2 Unterarten: *A. lineata lineata* (DRAPARNAUD), 2,8-3,7 mm H : 1,0–1,3 mm B, seit dem Miozän (Polen, kgl. Neudorf bei Oppeln) bekannt und rezent aus Süddeutschland, Frankreich, Österreich (Nieder- und Oberösterreich, Steiermark, Nordtirol, Vorarlberg, Salzburg) und der Schweiz gemeldet. Im unmittelbaren Untersuchungsgebiet ist sie von „Fager w Glasenbach" (UN 59) registriert. Fossile Vorkommen gibt es außerdem aus dem Pliozän und Pleistozän Frankreichs (Sessenheim bzw. Elsaß). Diese Fossilfunde liegen an der Nordgrenze bzw. weit nördlich der gegenwärtigen Areale.

Acicula lineata sublineata (ANDREAE 1883): Zur Differentialdiagnose siehe die obig genannte Studie von BOETERS et al. (1999: 65). Sie ist in der Regel etwas kleiner als die Nominatunterart, 2,6–3,2 mm H: 0,95–1,15 mm B, und wirkt schlanker (zylindrischer) als diese. Ihr Verbreitungsgebiet reicht von den Prov. Trento und Brescia im O bis zur Prov. Como im W und fällt mit dem von *A. lineolata lineolata* (PINI 1884) zusammen. Es berührt auch das von *A. lineolata banki* BOETERS et al. 1989. Ein Vorkommen gibt es auch in der Prov. Imperia bei San Remo. Morphologisch steht sie der in Süditalien und im ehemaligen Jugoslawien an wenigen bekannten Fundorten vorkommenden *A. szigethyannae* SUBAI 1977 sehr nahe, diese ist laut BOETERS et al. (1989) möglicherweise auch eine Unterart von *A. lineata*. Zur Synonymie siehe BOETERS et al. (1989: 64).

Die Meldung „*Acme sublineata*" von MELL (1937: 257) „… Eingang in die Glasenbachklamm" bezieht sich ebenso wie die Angaben von KLEMM (1974: 77–78, Karte 4) – *Acicula sublineata* (ANDREAE) aus Salzburg, Vorarlberg, Nordtirol, Ober- und Niederösterreich und Steiermark auf *A. lineata lineata*. *A. lineata* (DRAPARNAUD) gibt letzterer nur für Kärnten an.

3: ad *Platyla polita* (MELL 1937: 257–258): In älteren Laubschichten, im Moos an vermodernden Baumstubben oder an feuchten Felsen, im Mulm von Zwergsträuchern, unter modrigem Holz. „In der Glasenbachklamm zahlreich, meist zusammen mit *Pleuracme veneta* [= *Renea veneta*, Anm. d. Autorin], seltener mit *Acme sublineata*, an quelligen Orten immer allein …" In diesem Gebiet ist sie im allgemeinen höher und breiter, die Umgänge sind stärker gewölbt, die Mündung ist weiter, der Mündungsaußenrand leicht nach außen geschwungen; H: 3,054 mm, B: 1,138 mm, Mdgbr.: 0,555 mm; 5½ Umgänge.

4: Zur Verbreitung von *Bythinella cylindrica* in Niederösterreich siehe REISCHÜTZ (1988: 72, fig. 8, Karte 8): Bad Vöslau (Thermen), Furth-Schromenau, Pottenstein, Antoniusbrünnl w Pottenstein, Hochwassergenist d. Triesting. Nach FRANK & REISCHÜTZ (1994: 292) ist sie in Österreich nur für Niederösterreich registriert; die Angaben aus KLEMM (1960: 4) – Vorarlberg, Nordtirol, Salzburg, Oberösterreich, Steiermark sind nicht verifiziert. REISCHÜTZ (1988: 72) weist darauf hin, dass die Autoren nach FRAUENFELD das Taxon *cylindrica* für die größeren Formen von *B. austriaca* (v. FRAUENFELD 1857) verwendeten; in jüngster Zeit auch GLÖER & MEIER-BROOK (1994: 105). Die Untersuchung von Material vom locus typicus[?]. sicherte jedoch das Vorkommen einer „small species (race) of the genus *Bythinella*", so dass er das Taxon *cylindrica* aufrecht hält. Auch BOETERS (zit. ex. REISCHÜTZ 1988) kam unabhängig davon zu dieser Auffassung. In FRANK (1985: 68) wird sie ebenfalls als eigene Art geführt (Fundmeldungen ergänzend zu REISCHÜTZ [1988]: Thermalableitung des Leopoldsbades in Baden und Schwechat in Tribuswinkel bei Baden). FALNIOWSKI (1987: 82–87, Fig. 19–21) ist derselben Auffassung, er sieht *B. hungarica* HAZAY 1881 als synonym zu *B. cylindrica*. Er registriert nicht nur conchologische Unterschiede zu *B. austriaca*, sondern auch Verschiedenheit in der Pigmentierung des Kopfes, hinsichtlich des Ctenidiums und des Osphradiums sowie in der Genitalanatomie (Flagellum, Penis, weibliche Organe). In derselben Studie (p. 87) werden offensichtlich bestehende Unterschiede in den ökologischen Präferenzen angegeben: Die beiden Taxa scheinen nie sympatrisch vorzukommen; *B. austriaca* scheint die größeren Quellen in Kalkgebieten zu bevorzugen, mit (moos-)bewachsenem Bachbett, *B. cylindrica* dagegen kleine Quellen oder Wasseraustritte in Quellgebieten, die nur Einmengungen von Kalk oder „Kalkzement" enthalten. Sie lebt dann zwischen eingefallenen Blättern (meist von Buche u./o. Hainbuche). GLOER (2002: 167) führt *cylindrica* (V. FRAUENFELD) ebenfalls als selbständige Art.

5: ad *Galba truncatula* (MELL 1937: 255): „… an quelligen Stellen der Glasenbachklamm".

6: ad *Carychium tridentatum* (MELL 1937: 249–254); er führt sie als Form von *C. minimum* O.F. MÜLLER: „In der Form *C. minimum tridentatum* RISSO überall im Falllaub und unter diesem im Laubmulm an nicht zu trockenen Stellen... Im ganzen Gebiet gemein. Auf den nassen Wiesen als *C. minimum* O.F. MÜLLER, im Falllaub und im Felsenmulm in der Form *C. minimum tridentatum* RISSO."

„Je trockener der Standort ist, umso mehr entfernen sie sich vom Typus *C. minimum*: die Gehäusebreite nimmt ab, die Wölbung der Umgänge verflacht sich, die Breite der Mündung wird verringert, die Zahl der Umgänge steigt und die Streifung wird zarter und enger …" Zu *tridentatum*: „Im Moos von Felsblöcken und steilen Wänden siedelt die Schnecke gelegentlich mit *Vertigo alpestris* ALDER, *V. pusilla* MÜLLER und *Euconulus trochiformis* MONTAGU."

Im Brunntal (N-Seite des Untersberges, etwa 1000 m Höhe), in einer nordexponierten, dunklen Klamm, bei hoher Luftfeuchtigkeit: „Auffallend lange, schmale Schalen mit relativ geringer Mündungsbreite, aber der hohen Feuchtigkeit des Standortes entsprechend, verhältnismäßig weit gestreift." Aus Fundnummer „8. Glasenbachklamm" (MELL 1937: 252), Falllaub einer Mulde, Buchenwald, untere Lagen durch Sickerwasser tropfnass; zusammen mit *Macrogastra ventricosa*, *Galba truncatula*, *Succinella oblonga*, *Ena montana* (Albino), vielen *Cochlostoma septemspirale*, *Argna biplicata*. H : Br = 2,17; Mündungskallus zart, Mündung mittelbreit. – (MELL 1937: 252–253): Im nur mäßig feuchten Laubmulm des geneigten Waldbodens: H : Br = 2,5, Mündungskallus erheblich verstärkt, Mündungsbreite geringer. In der Tabelle (MELL 1937: 254) werden für *Carychium tridentatum* vom Fundort „Glasenbachklamm im nassen Buchenfallaub" folgende Maße angegeben: H = 1,805, Br = 0,833, H : Br = 2,17; Mdgh. = 0,639, H : Mdgh. = 2,83, Mdgbr. = 0,611; Ugg. = 5, Streifen auf 0,15 mm: 8.

7: ad *Succinella oblonga* (MELL 1937: 183): „… im Buchenfallaub quelliger Mulden in der Glasenbachklamm".

8: Zur Verbreitung von *Pagodulina pagodula principalis* KLEMM in Österreich siehe KLEMM (1974: 143, Karte 32): Sie lebt von den Berchtesgadener Alpen bis zum Alpenostrand ohne den Wiener Wald. Die westliche Arealgrenze verläuft vom Tennengebirge nordwärts bis zum Inn bei Braunau. Vorgelagerte Vorkommen bestehen bei Lofer (Saalach); nördliche Vorposten gibt es im Alpenvorland, einzelne nördlich der Donau. Die Südgrenze folgt der Linie Enns-Salza (Hochschwab). Sie fehlt scheinbar dem Toten Gebirge, dem Ausseer Land, dem Dachsteinmassiv, den Eisenerzer Alpen und dem anschließenden Hochschwabmassiv. – 260–1600 m.

9: *Argna biplicata excessiva* ist in Österreich relativ selten, siehe KLEMM (1974: 169, Karte 42). Sie zeigt wie einige andere Arten auch die Trennung ihres Areals in einen nördlichen und einen südlichen Teil, wobei die Hauptverbreitung die Südalpen betrifft. Funde sind auch aus dem mittleren Murtal bekannt (Hörgasgraben N Graz). KREISSL (1980) konnte fünf Neufunde aus dem Bereich des Grazer Berglandes (aus Genisten von 4 Bächen beiderseits der Mur) und zwei aus Salzburg (Kehlbach-Oberlauf NNO St. Jakob am Thurn S Salzburg, ca. 600 m; und Ostfuß des Kleinen Göll bei Torren W Golling a. d. Salzach, ca. 590 m) ergänzen. – In Kärnten lebt sie in den Karawanken (Südfuß des Dobratsch) und in den östlichen Karnischen Alpen; außerhalb Österreichs in Südtirol. Die bekannten Funde liegen zwischen 450 und 1500 m. – KLEMM (1974: 169) weist darauf hin, dass im mittleren Murtal auch andere Arten mit Hauptverbreitung in den Südalpen leben (z. B. *Itala ornata*).

Argna biplicata excessiva lebt meist in modriger Erde, an Fallholz und unter Geröll, an laubholzbetonten Standorten. Über die Ökologie schreibt MELL (1937: 259: „mehrmals in der Glasenbachklamm"): Eine nach N abdachende Geröllhalde im Buchenmischwald, die durch Sickerwasser feucht und kühl gehalten ist; mit großen, moosüberwachsenen Gosaukonglomeratbrocken. Vorkommende Farne sind *Cystopteris fragilis*, *Asplenium viride*, *Scolopendrium vulgare*, u.a. Die begleitenden Gastropodenarten sind (nach Häufigkeit geordnet): *Cochlostoma septemspirale*, *Monachoides incarnatus*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Petasina unidentata*, *Vitrea diaphana*, *V. subrimata*, *Orcula dolium*, *Arianta arbustorum*, *Aegopis verticillus*, *Ruthenica filograna*, *Semilimax semilimax*, *Balea biplicata*, *Aegopinella nitens*, *Acanthinula aculeata*, *Punctum pygmaeum*, *Pagodulina pagodula*, *Columella edentula*, *Carychium tridentatum*, *Arion fuscus*, *A. rufus*.

10: *Vallonia enniensis* wird von GERBER (1996: 60–68, Abb. 15d, 18b–d, 20, Karte 19) ausführlich besprochen, auch die Synonyme (p. 60). KLEMM (1974: 178–179, Karte 47) sieht sie „als Form, höchstens als Unterart der *pulchella*", die nie in reinen Populationen auftritt und alle Übergänge zur *pulchella* zeigt. Er betont, dass ihm aus dem alpinen Raum und dem nördlichen Alpenostrand Österreichs keine *enniensis* bekannt ist, und dass er sie nur vom Alpenostrand und aus dem Burgenland kennt, ebenfalls nie in Reinbeständen. KERNEY et al. (1983: 127, 130, Karte 117) führen sie als eigene Art, die ausschließlich nasse Standorte bewohnt, vor allem kalkreiche Sümpfe; Verbreitung mittel- und südeuropäisch, selten (Süd- und Ostdeutschland, Südschweden, Schweiz, Österreich, Innerböhmen, Südmähren, Südwestslowakei, Polen, Ungarn).

GERBER (1996: 66–68) hält am Artstatus fest, obwohl er ihm nicht unanfechtbar erscheint. Er bespricht conchologische Unterschiede zu *V. pulchella* (O.F. MÜLLER 1774), wobei diagnostisch nur die Rippung wichtig ist: Sie ist in der Regel deutlicher, wenn auch in Dichte und Höhe veränderlich; selbst innerhalb der Population. Deutliche autökologische Unterschiede zu *V. pulchella* sind jedoch gegeben: *V. enniensis* bewohnt Flachmoore, feuchte bis nasse Wiesen, Röhrichte, die sickerfeuchte Umgebung besonnter Quellen; sie ist calci- und thermophil. Da sie in zahlreichen pleistozän-warmzeitlichen Ablagerungen Mitteleuropas auftritt (auch in England; in pleistozänen Travertinen Ägyptens – Oase Kharga, „lower Palaeolithic [Acheulean] to late Middle Palaeolithic [pre-Sebilian])" und auch im Holozän nordwestwärts bis England reicht und im Norden ihres heutigen Areales häufiger als heute war, ist ersichtlich, dass sie seit dem jüngeren Holozän im Rückzug begriffen ist. Vermutlich sind dafür klimatische Gründe und Biotopzerstörungen verantwortlich. GERBER (1996: 66) bezeichnet die rezente Verbreitung als mediterran-mitteleuropäisch: Von Süd- und Ostspanien ostwärts durch Südfrankreich, das italienische Alpengebiet, Kroatien, Makedonien, Griechenland (bis zum Peloponnes), Bulgarien, Türkei (küstennahe Teile), Nordküste des Schwarzen Meeres; südwärts bis Ramle bei Alexandria (Ägypten); nordwärts durch Mitteleuropa bis Südschweden (dort soll sie wieder erloschen sein), Nordlitauen und Russland (Gegend von Moskau). Die rezenten überprüften Fundmeldungen aus Österreich sind aus Burgenland (Ostufer des Neusiedler Sees; Sumpfwiesen zwischen Podersdorf und Weiden), Salzburg (Untersberg, obere Rositte, leg. Klemm 1948).

11: ad *Abida secale* (MELL 1937: 184): „„… sparsam in der Glasenbachklamm".

12: ad *Vertigo pusilla* (MELL 1937: 187): „Ihr Optimum findet sie in den Moospolstern, welche die Seitenwände größerer Blöcke oder steiler Felsen überziehen mit Bevorzugung von *Neckera crispa* HEDW., sehr oft mit *Vertigo alpestris* ALDER und *Euconulus trochiformis* MONTAGU vergesellschaftet …" (Glasenbachklamm), und (MELL 1937: 188): „Im Holzmulm vermorschter Brückeln trifft man zuweilen volkreiche Siedlungen neben den üblichen Bewohnern solcher Örtlichkeiten wie: *Vertigo alpestris* ALDER, *Pagodulina pagodula* (DESM.), *Vitrea diaphana* (STUDER), *Vitrea subrimata* REINH., *Acanthinula aculeata* O.F. MÜLLER, *Punctum pygmaeum* DRAP., *Isognomostoma personatum* (LAM.), *Goniodiscus rotundatus* O.F. MÜLLER, *Iphigena ventricosa* DRAP. …"

13: ad *Vertigo substriata* (MELL 1937: 188–189): „Vereinzelt am Fuße der Nordseite [= des Kapuzinerberges, Anm. d. Autorin] im feuchten Erlenlaub ober den Kellern. Sie stellen allem Anschein nach die Reste einer einst größeren Siedlung dar, aus einer Zeit, als die Wiesen des Schallmooses noch bis zum Kapuzinerberg reichten. Am sichersten trifft man die Schnecke in den Erlenauen und den angrenzenden Wiesen, auf letzteren vorzugsweise unter hineingewehten Erlenblättern... seltener zu Seiten des Klausenbaches in der Glasenbachklamm, am Ausgange der Klamm bei Kuchl gegen den Seewaldsee zu am Erlenbestandenem Bach nächst Grubach sowie an einer Stelle in der Klammitte in einem jungen, mit Erlen durchsprengtem Ahornbestand... Ober den Grödinger Steinbrüchen … im Buchenfallaub, welches zumeist auf Moosrasen lagert. Der Fundort ist schattiger, feuchter Buchenwald auf einer nach Norden abfallenden Schutthalde des Untersberges und wird gegen Westen durch hohe Felswände begrenzt. Ihre Begleiter gehören neben viel *Vertigo alpestris* ALDER den typischen Bewohnern des Buchenfallaubes an, wie *Pleuracme veneta* (PIRONA), *Carychium tridentatum* RISSO, *Vitrea subrimata* REINH., *Vitrea diaphana* STUDER, *Vertigo pusilla* MÜLLER, *Goniodiscus perspectivus* MEG. v. MÜHLF., *Ruthenica filograna* ROSSM., *Fruticicola unidentata* DRAP., *Retinella nitens* MICHAUD u.a. …"

14: *Vertigo heldi* wurde mitunter als pathologisch „überwüchsige" Individuen von *V. pygmaea* (DRAPARNAUD 1801) angesprochen. Zur Synonymie siehe u.a. KLEMM (1974: 119). ANT (1961: 166) liefert die Beschreibung der differentialdiagnostisch wichtigen Parameter (Gesamtform,

Umgänge, Form des letzten Umganges, Nackenwulst, Mündungsarmatur), in derselben Studie (p. 167) metrische Daten und (p. 166–167, Abb. 1) erstmals auch die Darstellung der Genitalanatomie. Da sich die Befunde nur auf ein Individuum stützen, sieht sie der Autor noch als vorbehaltlich an.

Nicht alle Fundmeldungen aus den mittleren Teilen Europas sind gesichert. WALDÉN (1966: 58) gibt zu bedenken, dass die Art nicht so weit verbreitet ist, wie beispielsweise im Ergänzungsband zu EHRMANNs Tierwelt Mitteleuropas angegeben wird (zit. ex WALDÉN 1966: 86). Offensichtlich ist die Art selten; die meisten Vorkommen dürften in Süddeutschland (Alpenvorland) und im alpinen Gebiet liegen. Zerstreute Fundpunkte liegen aus der Schweiz, aus Österreich und aus dem nördlicheren Deutschland vor; KLEMM (1974: 119) schreibt aus „allen nord- und osteuropäischen Tiefebenen". In Österreich scheint sie nur im nördlichen Salzburg häufiger zu sein; gemeldet ist sie außerdem aus Vorarlberg, Nordtirol, Steiermark, Oberösterreich; vertikale Verbreitung zwischen 400 und 2000 m. Die Lebensräume sind feuchte bis morastige Wiesen. Als Synonyme werden die Taxa *Vertigo haeussleri* (STERKI 1883) und *V. helvetica* (WESTERLUND 1877) angesehen. – ANT (1961), FRANK & REISCHÜTZ (1994: 296), KERNEY et al. (1983: 92, Karte 55), KLEMM (1974: 119, Karte 23), REISCHÜTZ (1993: 8), WALDÉN (1966: 58).

15: ad *Vertigo alpestris* (MELL 1937: 189–191): „Im Beobachtungsgebiet sehr verbreitet. Im Falllaub der Buche stets nur in wenigen Stücken zu finden. Als ein ausgesprochen bryophiles Tier bewohnt es Moospolster, vor allem gerne *Neckera crispa* HEDW., welches in den Bergwäldern beschattete Felsen auf den abfallenden Flächen in lockeren Fliesen überzieht. An günstigen Stellen sind bisweilen hundert Stück aus 2–3 m² spielend zu erhalten; bald in Reinkultur, bald mit *Vertigo pusilla* MÜLLER und *Euconulus trochiformis* MONTAGU vergesellschaftet.... Bedingung für das Vorkommen ist starke Beschattung des Standortes und Nordlage des auf senkrechten Flächen wachsenden Moospolsters; zugige Orte werden streng gemieden.... In der Glasenbachklamm und allen übrigen Schluchten des rechten Salzachtales... *Vertigo alpestris* ist unter den gleichen Bedingungen auch in der Moosbekleidung alter Bäume heimisch: zahlreich an Ahorn im Weißenbachtal nächst Golling bei der Waldmühle, an Ahorn und Esche längs des Alterbaches ober Gnigl, an den Linden auf dem Wege vom Schloß Hellbrunn zur Hellbrunnerbrücke, im Hellbrunnerpark und anderen Orten... Die Gehäuse aus Felsenmoos höher gelegener Orte sind des öfteren dunkelbraun, die Streifung zarter, die Umgänge stärker gewölbt, die Form gedrungener: H. 1,861, Br. 1,083. Die Bewohner des Baummooses zeigen hell gelbbraune Schalen, deren Mundsaum mit einer etwas stärkeren Lippe belegt ist …"

16: ad *Ena montana* (MELL 1937: 188–189): Im Untersuchungsgebiet farb- und formvariabel; „… in lichten, wärmer gelegenen Wäldern oft zahlreich auf glatten Stämmen …"

17: ad *Cochlodina laminata* (MELL 1937: 199–200): „Zahlreich auf den Buchenstämmen der Südseite (= des Kapuzinerberges, Anm. d. Autorin)... Häufige Schnecke, die in wärmeren Revierteilen oft in Menge an den Stämmen der Buchen, seltener des Nadelholzes kleben …" Sie geht auch außerhalb des geschlossenen Waldes, wo sie an bemoosten Buchen und Ahornen mit *Paracochlodina orthostoma* vergesellschaftet auftritt.

18: ad *Paracochlodina orthostoma* (MELL 1937: 260): „In der Glasenbachklamm auf Moos von Ahorn- und Buchenstämmen, die dicht am Bache stehen".

19: ad *Ruthenica filograna* (MELL 1937: 206–207): „… auf den Hängen des rechten Salzachtales und den hier befindlichen Klammen... *Ruthenica filograna* ist Charaktertier des feuchten, niemals austrocknenden, sehr locker gelagerten und von der Untervegetation gut gedeckten alten Fallaubes, vornehmlich der Buche, dem reichlich Ästchen beigemischt sind. Die dieses bildenden Blätter sind fast schwarz gefärbt, weich gerollt oder vielfach verbogen und stehen im Begriffe in Moder zu zerfallen. Stellen mit reicher Farnvegetation, vor allem an Standplätzen der Hirschzunge, sind die reichsten Fundplätze; unter verfaulenden Wedeln von Hirschzunge und Wurmfarn wird man selten vergeblich nach ihr suchen."

20: ad *Macrogastra ventricosa* (MELL 1937: 261–262; sub *Iphigena ventricosa*): „… zahlreich in der Glasenbachklamm …"

21: ad *Macrogastra plicatula* (MELL 1937: 203–204): Sie tritt im Salzburger Raum in zwei ökologischen Formen, die durch Übergänge verbunden sind, auf. Die größere lebt an feuchten Felsen und -blöcken, an Wurzeln und Baumstämmen der Nordseite des Kapuzinerberges; die kürzere, meist stark bereifte, mit *Clausilia dubia* vergesellschaftet, im „schattigen Buchenwald auf Wurzeln, Holz, am Fuß der Bäume, auf dem Hirnschnitt von Baumstumpen, im alten Fallaub …",

„auf Brückenholz in der Glasenbachklamm... Im düsteren Wald überall die gedrungene, bereifte Form... Ober der Waldgrenze noch recht häufig, es herrschen hier kurze Gehäuse vor …“ (oft nur noch 10 mm H : 2,8 mm B). „In den letzten Buchen und Ahornen der letztgenannten Örtlichkeiten (= oberhalb der Waldgrenze; Anm. d. Autorin) sind sie in großer Zahl vertreten und fallen hier durch ihre Beleibtheit auf …“ (11,2 mm H : 3,5 mm B). „In den Salzachauen ebenfalls ungemein häufig auf Erlen und Weiden, meist H. 12, Br. 3,2, 11 Umgg. Auffallend sind hier die vielen Zwerge mit den Maßen: H. 10,5, Br. 3–3,1, 10 Umgg.“

22: ad *Clausilia cruciata* (MELL 1937: 260; sub *C. cruciata minima* A. SCHM.): An schattigen und feucht stehenden Baumstümpfen.

23: ad *Clausilia dubia*: MELL (1973: 201–203) schreibt über drei unterscheidbare ökologische Formen bei *C. dubia*, und zwar eine streng bryophile; eine am Grund der Bäume oder am Boden im Waldesinneren an feuchten Stellen lebende, und eine an den Felsen der Nordseite (= des Kapuzinerberges; Anm. d. Autorin), an Baumstämmen und an Holz an helleren Stellen lebende Form. Die zweitgenannte lebt in den Klammen des Untersuchungsgebietes. „,… Hie und da findet man Gehäuse, die unter der Prinzipalfalte noch eine weitere, doch kürzere, zu dieser parallelverlaufende, aufweisen …“ – Eine ausführliche Studie zur Unterarten-Gliederung der *C. dubia* veröffentlichte H. NORDSIECK (2002).

24: ad *Punctum pygmaeum* (MELL 1937: 208): „,… an ausgesprochen nassen Örtlichkeiten, wie in Erlenbrüchen, ihr Maximum findet und in dieser Beziehung mit *Acanthinula aculeata* O.F. Müller, ihrem häufigen Begleiter, übereinstimmt.“

25: ad *Discus rotundatus* (MELL 1937: 208–209): „Kolonienweise im Mulm der Holzbrückeln in den Klammen und Gräben... In Buchenwäldern nur vereinzelt und dort, wo starke Falllaubschichten liegen, auffallend selten, „,… findet sich aber wieder in den die Wälder durchfurchenden fallaubarmen Gräben unter Steinen und Astwerk“.

26: ad *Vitrea crystallina* (MELL 1937: 215–216): Unter Moosrasen, in Wiesen an sumpfigen Stellen; unter der (Buchen-)Falllaubdecke im nassen Moos, „im Moos der Felsblöcke in der Bluntau bei Golling und der Glasenbachklamm …“

27: ad *Oxychilus mortilleti* (MELL 1937: 213–214): „In den unteren Lagen der Gebirgswälder, in den Klammen, manchmal häufiger unter *Petasites* in den Auen... Optimal in spaltenreichen Nagelfluhfelsen; auf Lebermoosrasen, bei abnehmender Luftfeuchtigkeit in den Felsspalten verschwunden.“

28: ad *Aegopinella pura* (MELL 1937: 212–213): „,… In den Auen, Erlenbrüchen, doch am zahlreichsten im Falllaub der Buche.“

29: ad *Aegopinella nitens* (MELL 1937: 212): „Sie gehört zu den gemeinsten Schnecken, die bezüglich ihres Wohnortes nur wenig wählerisch ist.... In allen Laubwäldern, in den Auen, Erlenbrüchen, auf Wiesen, im Schilf, auf den Torfwiesen bei Marienbad.“

30: ad *Aegopis verticillus*: MELL (1937: 210–211) schreibt über optimale Ausbildungen mit bis zu 30 mm Schalendurchmesser. „Auf moosigen, durch Kohldistel, Kerbelkraut, Pestwurz und andere Kräuter gut gedeckten Wiesen in der Nachbarschaft des Waldes können sich volkreiche Siedlungen entwickeln.“

Eine interglaziale Leitart, die in den pleistozänen Warmzeiten im Bereich der deutsch-böhmischen Mittelgebirge und der Westkarpaten offenbar zusammenhängend verbreitet war. Holozäne Fundmeldungen etwa aus dem heutigen Areal: ostalpin-dinarisch; von den Venetianer über die Julischen Alpen in die Karstländer, im Norden und Osten in die Sudetenländer bzw. nach Ungarn. Die Verbreitungsgrenze gegen Westen ist sehr scharf, sie entspricht der Linie Umgebung von Braunau und Unken im Norden – Umgebung von Lienz im Süden. Im nördlichen und östlichen Niederösterreich ist sie bereits selten. – 170-2200 m. – LOŽEK (1964: 242, Abb. 44, Taf. XIX: 4a, b, Taf. XXX: 6), KLEMM (1974: 235–238, Karte 70), FECHTER & FALKNER (1989: 176, Abb. 2), FRANK (2006: 471–477, Karte 210).

31: ad *Trochulus hispidus* (MELL 1937: 229–230): In sumpfigen Wiesen; an allen Fundorten des Gebietes verhältnismäßig eng genabelte Schalen.

32: Zur Nomenklatur von *Trochulus sericeus* siehe FALKNER (1990: 104, Anm. 53); zur Ökologie siehe MELL (1937: 229). „Auf *Impatiens*, *Prenanthes purpurea*, Nesseln und anderen Pflanzen der Ufervegetation des Buchenwaldes“ (Kapuzinerberg).

33: Zur Verbreitung von *Petasina edentula subleucozona* in Österreich siehe KLEMM (1974: 401–403, Karte 132). MELL (1937: 228–229): „… an wärmeren Stellen der Glasenbachklamm (= *edentula*; Anm. d. Autorin)... *subleucozona* WSTLD. im tropfnassen Moos quelliger Waldstreifen".

Mit *Petasina edentula* beschäftigt sich FALKNER (1985: 89-94) ausführlich. Er schlägt die Abtrennung der *liminifera* HELD 1836 (l. t. restr.: Watzmann-Massiv) als eigene Rasse gegenüber der *subleucozona* vor. In dieser Studie (p. 90) weist er auch darauf hin, dass die *P. edentula*-Vorkommen entlang der Salzach und des unteren Inns scheinbar eine gewisse Sonderstellung einnehmen, da hier einheitlich niedergedrücktere Schalen als bei den Vorkommen zwischen Berchtesgadener und Allgäuer Alpen auftreten. Der Nabel ist aber meist ebenso eng wie bei der typischen *liminifera*. Möglicherweise ist dieses Gebiet eine Übergangszone zwischen den Rassen *subleucozona* und *liminifera*, die noch genau zu untersuchen ist. – Die Genitalanatomie (FALKNER 1985: 91–92; Taf. 12: 1a–d = Penisquerschnitt von *liminifera*) gibt wenig Anhaltspunkte für eine Rassentrennung, da die Merkmale stark variieren. Abbildungen der Schalen zeigt Tafel 11 derselben Studie (1–2: *liminifera*, 3–4: *subleucozona*, 5: *edentula edentula*).

Zu *Petasina edentula* und ihrer Gesamtgliederung siehe weiters FECHTER & FALKNER (1989: 206, Abb. 3–5). Sie umfasst demnach zwei Grundtypen mit jeweils mehreren Lokalrassen: Der westliche Typus mit meist mehr kegelförmigen Schalen, mit flacher Unterseite und ganz engem, fast völlig bedecktem Nabel und hinfälliger Behaarung nur im Juvenilzustand; der östliche Typus ist flacher, mit gewölbter Unterseite, halboffenem bis offenem Nabel und kräftiger, dauerhafter Behaarung. Zum letzteren gehören sowohl *liminifera* der bayerischen Alpen als auch *subleucozona.*

Gesamtverbreitung: Westalpen nördlich der Durance und Französischer Jura bis mittlere Schwäbische Alb, Nordalpen; zerstreut durch die Ostalpen, südwärts bis in die Julischen Alpen; kaum ins Alpenvorland hinausreichend. Die Tiere leben in der Krautschicht, unter Laub und Steinen; in feuchten Bergwäldern. Die Baumgrenze wird i.a. nicht überschritten.

FALKNER (1985: 90) weist, wie auch andere Autoren, darauf hin, dass das oben erwähnte Gebiet (Salzach, unterer Inn) für verschiedene Arten mit östlicher Verbreitung eine deutliche Arealgrenze darstellt: Hier erreichen *Pagodulina pagodula* und *Aegopis verticillus* ihre Westgrenze; für *Discus perspectivus* ist hier die Grenze der geschlossenen Verbreitung. Daher erscheint dieses Gebiet von besonderem Interesse und sollte weiterführenden tiergeographischen Studien unterzogen werden, vor allem im Zusammenhang mit dem pleistozänen Klimageschehen.

34: ad *Monachoides incarnatus* (MELL 1937: 231): „In den düsteren Klammen oft ungemein häufig, in Auen, Erlenbrüchen".

35: ad *Urticicola umbrosus* (MELL 1937: 230), betreffend die Färbung: „In den düsteren, feuchten Gräben der Klammen werden die Schnecken satt braunrot".

36: ad *Arianta arbustorum*: Zu dieser Art nimmt MELL (1937: 232–247) ausführlich Stellung. Er schreibt über vikariierende ökologische Rassen, die einander an den Biotopgrenzen durchdringen. Eine „Waldrasse" lebt „in den wasserdurchrieselten, düsteren Gräben der Klammen". Auf p. 240 heißt es: „In der Nähe von Elsbethen entwickelte sich im Garten einer Gastwirtschaft ein ziemlich reiner Bestand mächtiger *depressa*, der auf Haufen von ausgerissenen Gartenunkräutern, Gemüseabfälle, faulem Obste usw. reiche Nahrung fand. Die Schnecken unterschieden sich von der *depressa* der benachbarten Buchenforste nur durch die hellen, meist gelben und dünnen Schalen und dem weißlichen, im Mantel fleckenlosen Körper". Zu „*depressa*" wird bemerkt: „F. *depressa* Westerlund ist nichts weiter als ein Produkt besonders reichlicher und nährstoffreicher Nahrung". – Ferner auf p. 244: „Oberhalb der Glasenbachklamm gegen den Höhenwald zu, entspringt ein Bächlein. Durch Wiesen fließend, ist sein Lauf von *Chaerophyllum*, *Caltha* u.a. saftigen Pflanzen begleitet, zwischen welchen zahllose Arianten ihr Heim finden. Sie zeigen die typischen Eigenschaften solcher Biotope. Die relativ dünnen Gehäuse zumeist einfarbig strohgelb, die hellen Spritzer oft zu Querreihen geordnet, bisweilen gänzlich unterdrückt. Die Zuwachsstreifen fallen als fadendünne, lebhaft rotbraun gefärbte Linien auf. Bräunliche Schalen tragen häufig ein schmales, rötlichbraunes Band. Weichkörper lehmgelb, Mantel weiß, unpigmentiert, seltener mit beginnender Marmorierung am Rande... Der Bach tritt aus dem Wiesengelände in sehr dunklen Mischwald ein und fällt in diesem zur Klamm ab. Die hier anzutreffenden Schnecken sind typische Buchenwaldformen; dunkel kastanienbraun, gelb geflammt, Körper schwarz, Mantel bis auf einige helle Fleckchen schwarz …" Auf Seite 245 schließlich: „glänzend schwarze Körper mit ebensolcher Sohle in einer breitgebauten, meist bandlosen, gelben Schale, oder fast weiße in dunkelkastanienbraunen, lebhaft geflammten, turmförmig erhobenen Gehäusen, wie solche die *Petasites*-Bestände neben dem Glasenbachklammweg beleben …"

37: ad *Helicigona lapicida* (MELL 1937: 231–232): An Felsen, Mauern und Buchenstämmen.

38: ad *Isognomostoma isognomostomos* (MELL 1937: 247): „… an quelligen Stellen des Buchenwaldes gesellig“; auch albinotische Exemplare wurden beobachtet.

39: ad *Cepaea nemoralis* (MELL 1937: 247–248): „… im Buschwerk am Eingang in die Glasenbachklamm in lebhaft gelben, normal gebänderten Gehäusen gefunden, …“

In der gegenwärtigen Fauna des unmittelbaren Fundgebietes nicht registriert sind die folgenden Arten, die in den Thanatocoenosen der Sedimente enthalten waren. Bei den Nacktschnecken-Schälchen konnte keine artliche Zuordnung getroffen werden:

Bythinella austriaca, *Cochlicopa lubrica*, *Pupilla muscorum*, *P. bigranata*, *P. sterrii*, *Granaria frumentum*, *Columella columella*, *Macrogastra attenuata lineolata*, *Neostyriaca corynodes*, *Discus ruderatus*, *Euconulus praticola*, cf. *Oxychilus cellarius*, *Morlina glabra*, *Perpolita hammonis*, cf. Milacidae, *Semilimax kotulae*, *Limax* sp., *Deroceras* spp. (?), *Euomphalia strigella*, *Trochulus* cf. *striolata austriaca*, *Causa holosericea*.

Den Thanatocoenosen der Sedimente fehlen:

Acicula lineata, *Platyla gracilis*, *Bythinella cylindrica*, *Carychium minimum*, *Succinea putris*, *Succinella oblonga*, *Argna biplicata excessiva*, *Vallonia costata helvetica*, *V. enniensis*, *Chondrina arcadica clienta*, *Vertigo pygmaea*, *V. heldi*, *V. angustior*, *Paracochlodina orthostoma*, *Clausilia cruciata cruciata*, *Balea biplicata*, *Cecilioides acicula*, *Vitrea subrimata*, *Zonitoides nitidus*, *Oxychilus mortilleti*, *Mediterranea depressa*, *Aegopinella ressmanni*, *Malacolimax tenellus* (?), *Arion rufus* (?), *A. fuscus* (?), *Trochulus sericeus*, *Urticicola umbrosus*, *Cepaea nemoralis*, *C. hortensis*, *Euglesa casertana*, *E. personata*, *Odhneripisidium tenuilineatum*.

4.2. Die faunistisch-tiergeographische Situation

Der ehemalige Salzach-Gletscher bildete für viele Arten eine markante Verbreitungsgrenze, doch einige leben heute genau auf diesem Territorium: *Renea veneta*, *Platyla gracilis*, *Truncatellina strobeli*, *Orcula gularis*, *O. tolminensis*, *Argna biplicata excessiva*.

ADENSAMER (1937: 102, zit. ex KLEMM 1974: 479) schreibt: „Daß in den Eiszeiten die Salzach mit ihrem großen Gletscher eine faunistische Grenze zwischen dem westlichen und östlichen Ostalpengebiet war, ist schon des öfteren hervorgehoben worden. Die Vergletscherung des westlichen Teiles war viel stärker wie des östlichen. Hierdurch ergibt sich auch die große Tierarmut präglazialer, glazialer und interglazialer alpinen Tierformen.“ Bei einigen Arten setzt sich diese Süd-Nord-Grenze des Salzachverlaufes noch über die Tauern südwärts fort, in Kärnten quer durch das Gebiet des ehemaligen Drau-Gletschers.

Auf jeden Fall ist die gegenwärtig westlich des Salzachtales lebende Molluskenfauna artenärmer als die östlich davon lebende. KLEMM (1974: 479) nimmt an, dass die Ursachen dafür weniger in der im Westen stärkeren Vergletscherung als in der anderen Gebirgsart zu suchen sind: Durch den in einzelne Bergmassive aufgelockerten Alpennordostrand konnten abwandernde Weichtierpopulationen (und die anderer Tierarten) leichter ins Vorland gelangen, wo Lebensmöglichkeiten bestanden, und die Wege zum Bayerischen und Böhmerwald nicht allzu weit waren. Die Nördlichen Kalkalpen westlich der Salzach bildeten Barrieren, die ein Ausweichen bzw. Zurückkehren ins bzw. vom bayeri-

schen Alpenvorland erschwerten. Außerdem waren dort die Lebensumstände wesentlich ungünstiger: Ausgedehnte Sumpf- und Schotterfelder aufgrund der vielen Flüsse; weit abgelegene Mittelgebirge. Daher dürften auch nur wenige Populationen ins bayerische Alpenvorland gelangt sein bzw. dort überlebt haben.

Westlich der Salzach gibt es auch fast keine Rassen- oder Unterartenbildung; östlich davon, am Alpenostrand oder im Kärntner Becken dagegen finden wir heute eine Vielfalt von Arten, Unterarten (Rassen) und Formen: Das bedeutet, dass die pleistozän bedingten Ab- und Rückwanderbewegungen, Überschiebungen und Durchdringungen von Populationen im heutigen Nordtirol nur sehr gering waren. Heute noch sind die Lechtaler Alpen für viele Arten eine große Verbreitungslücke, deren Wiederbesiedlung aus östlicher und westlicher Richtung vermutlich noch im Gange ist.

Das Gebiet östlich der Salzach, der Alpenostrand und das Kärntner Becken im Bereich des ehemaligen Drau-Gletschers, zeigen tiergeographisch äußerst bewegte Bilder; vor allem das letztere: Durch das sich von Osten öffnende Drau- und Savetal einerseits, andererseits durch die Tatsache, dass die Gurktaler und die Karnischen Alpen genauso wenig wie die Karawanken solche geographischen Barrieren darstellen wie die Nordtiroler Alpen. Zu den Ab- und Rückwanderern konnten noch Neuzuzüge aus Nord und Süd hinzutreten. Daraus ergibt sich sowohl eine hohe Artenvielfalt als auch die Möglichkeit besonders massiver Populationsdurchdringungen und -überschneidungen (KLEMM 1974: 479–480).

Aufgrund dieser besonderen tiergeographischen Situation habe ich mit großer Freude die Gelegenheit wahrgenommen, die Thanatocoenosen aus dem Abri von Elsbethen zu bearbeiten, vor allem, weil die Möglichkeit zu erwarten war, die spätglazialen Klimaoszillationen und frühholozäne Klimaverbesserungen malakologisch zu erfassen. Da auch die rezente Fauna des Gebietes sehr gut bekannt ist, ergeben sich höchst interessante Vergleichsmöglichkeiten: Die thermisch und/oder hygrisch hochanspruchsvollen Elemente, die die gegenwärtige Fauna kennzeichnen, den borealen Komplexen aber noch fehlen, konnten also frühestens im Atlantikum oder Epiatlantikum (wieder) das Territorium besiedelt haben. Außerdem liegen absolute Daten und archäologisches Fundgut vor, so dass ausgezeichnete Korrelationsmöglichkeiten bestehen.

5. Ergebnisse

5.1. Systematisches Verzeichnis der in den Sedimenten festgestellten Arten

(System nach FALKNER et al. 2001; deutsche Namen nach REISCHÜTZ 1998; tiergeographische Zuordnung nach FALKNER 1990, FECHTER & FALKNER 1989, KLEMM 1974.)

Cochlostomatidae

***Chochlostoma* JAN 1830**

1. *Cochlostoma* (*Cochlostoma*) *septemspirale* (RAZOUMOWSKY 1789), Kleine Walddeckelschnecke. – (Süd-)Alpin-westeuropäisch. – Wf(Mf). – Taf. I: 1, 2. – 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH5.

Aciculidae

***Platyla* MOQUIN-TANDON 1856**

2. *Platyla polita* (W. HARTMANN 1840), Glatte Mulmnadel. – Alpin-mitteleuropäisch. – W. – Taf. I: 3, 4. – 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6hH5.

Renea NEVILL 1880

3. *Renea veneta* (PIRONA 1865), Gerippte Mulmnadel. – Südalpin. – W(Wf). – Taf. II: 1, 2. – 6hE2, 6gF2.

Hydrobiidae

Bythinella MOQUIN-TANDON 1856

4. *Bythinella austriaca* (V. FRAUENFELD 1857), Österreichische Quellschnecke. – Ostalpin-karpatisch. – Q. – Taf. II: 3. – 6gF2, 6hH1, 6hH5.

Lymnaeidae

Galba SCHRANK 1803

5. *Galba truncatula* (O.F. MÜLLER 1774), Kleine Sumpfschnecke. – Holarktisch. – PPp(L). – Taf. II: 4–6. – 9hK2, 9hL1, 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5, 10gJ2, 10hK2, 20j12.

Carychiidae

Carychium O.F. Müller 1773

6. *Carychium* (*Saraphia*) *tridentatum* (RISSO 1826), Schlanke Zwerghornschnecke. – (Süd-)Europäisch. – H(Mf). – Taf. III: 1, 2. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 9jR2, 9iQ1, 9ihS1, 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 20jF4, 87.72.3., 20kF4 (6), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5, 10gH2, 20j12.

Cochlicopidae

Cochlicopa A. FÉRUSSAC 1821

7. *Cochlicopa lubrica* (O.F. MÜLLER 1774), Gemeine Glattschnecke. – Holarktisch. – H(M). – Taf. III: 3, 4. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 9jR2, 9hP1P2, 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 9ijU2, 9jX2 (6), 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 20jF4, 87.72.3., 20kF4 (6) (cf.), 6hE2, 6hG2, 6hH1 (mit cf.), 6gH3, 6hH5, 10gH2 (cf.), 10hK2.

8. *Cochlicopa* cf. *lubricella* (ROSSMÄSSLER 1834), Kleine Glattschnecke. – Westpaläarktisch. – X(Sf). – 8hM1 (cf.).

Cochlicopa sp. (Embryonalschalen). – H, M(X). – 8hM1 (überwiegend cf. *lubrica*), 8hP1, 9jX2 (3), 20kF3 (2), 20jVerf.12, 10iJ2, 6hH5 (cf.), 10gJ2, 20j12 (cf.).

Orculidae

Orcula HELD 1838

9. *Orcula dolium* (DRAPARNAUD 1801), Große Tönnchenschnecke. – Alpin-westkarpatisch. – Wf. – 6hE2, 6gF2 (mit cf.), 6hG2 (mit cf.), 6hH1 (cf.), 6hH5 (cf.), 20j12 (cf.).

Orcula sp. (Embryonalschalen und unspezifische Fragmente). – Wf. – 8hM2, 20lG1, 19/20lG3 (1).

Pagodulina CLESSIN 1876

10. *Pagodulina pagodula* (DES MOULINS 1830), Pagodenschnecke. – Vorwiegend alpin. – W. – Taf. III: 5. – 6hE2, 6gF2, 6hH5.

Valloniidae

Vallonia RISSO 1826

11. *Vallonia costata costata* (O.F. MÜLLER 1774), Gerippte Grasschnecke. – Holarktisch. – O(Ws). – Taf. III: 6, 7. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 8hP1, 9jR2, 9hP1P2, 9iQ1, 9iR1, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 9ijU2, 9jX2 (3), 9jX2 (6), 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 20jF4, 87.72.3., 20jH3, 20kF4 (6), 6hE2, 6hG2, 6hH5, 10gH2, 10gJ2, 10hK2.

12. *Vallonia pulchella* (O.F. MÜLLER 1774), Glatte Grasschnecke. – Holarktisch. – O(H). – Taf. IV: 1. – 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9i (1)U1, 9ijU2, 9jX2 (6), 87.72.3., 20jH3.

13. *Vallonia excentrica* STERKI 1893, Schiefe Grasschnecke. – Holarktisch. – O(X). – 8iS2, 9i (1)U1.

Vallonia sp. (Embryonalschale). – O(Ws,H). – 6gH3.

Acanthinula H. BECK 1837

14. *Acanthinula aculeata* (O.F. MÜLLER 1774), Stachelige Streuschnecke. – Westpaläarktisch. – W. – 19l19kG3 (6), 20kF4 (6), 6hE2.

Pupillidae

Pupilla FLEMING 1828

15. *Pupilla* (*Pupilla*) *muscorum* (LINNAEUS 1758), Gemeines Moospüppchen. – Holarktisch. – O. – 9ihS2, 9i (1)U1 (cf.), 9ijU2.

16. *Pupilla* (*Pupilla.*) *bigranata* (ROSSMÄSSLER 1839), Zweizähniges Moospüppchen. – Westeuropäisch. – XS. – 8iS2, 20jH3.

    Pupilla sp. (*muscorum*-Gruppe). – O (XS). – 8hN1N2O1, 9ihS1, 9ihS2, 87.72.3.

17. *Pupilla* (*P.*) *sterrii* (VOITH 1840), Gestreifte Puppenschnecke. – Meridional-eurasiatisch. – S(Sf). – Taf. IV: 2. – 9hK2 (cf.), 9hL1, 9ihS1 (cf.), 19/20lG3 (1).

cf. *Pupilla* sp. (Embryonalschalen). – O, S(Sf). – 9hP1P2, 9iQ1, 9iR2, 20kF4 (6).

Pyramidulidae

Pyramidula FITZINGER 1833

18. *Pyramidula pusilla* (VALLOT 1801), Felsen-Pyramidenschnecke. – Alpin-mediterran. – Sf. – Taf. IV: 3, 4. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 9jR2, 9hP1P2, 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 87.72.3., 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6hH5.

Chondrinidae

Granaria HELD 1838

19. *Granaria frumentum* (DRAPARNAUD 1801), Wulstige Kornschnecke. – Nordalpin-ostmitteleuropäisch. – S(Sf). – 9jX2 (3).

Abida TURTON 1831

20. *Abida secale* (DRAPARNAUD 1801), Roggenkornschnecke. – Alpin-westeuropäisch. – Wf(Of). – Taf. IV: 5, 6. – 9hL1, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 8hP1, 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 9ijU2, 9jX2 (6), 20lG1, 19l19kG3 (6), 87.72.3.

Vertiginidae

Columella WESTERLUND 1878

21. *Columella edentula* (DRAPARNAUD 1805), Zahnlose Windelschnecke. – Holarktisch. – H. – 9ihS1, 20kF4 (6).

22. *Columella columella* (G. V. MARTENS 1830), Hohe Windelschnecke. – Boreo-alpin. – O(Of). – 8hM1 (cf.), 9iR2, 9ihS2, 9i (1)U1, 9jX2 (3).

Columella sp. (Embryonalschalen). – H(Of). – 9hL1 (cf.), 9hL2, 8hM2, 9iQ1, 8iS2, 9iT1T2, 20lG1, 19l19kG3 (6) (cf.), 87.72.3., 6hE2 (cf.), 6hH5.

Vertigo O.F. MÜLLER 1773

23. *Vertigo* (*Vertigo*) *pusilla* O.F. MÜLLER 1774, Linksgewundene Windelschnecke. – Europäisch. – W(Ws). – Taf. V: 1. – 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 20jF4, 20kF4 (6), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6hH5, 10hK2, 20j12.

24. *Vertigo* (*Vertigo*) *substriata* (JEFFREYS 1833), Gestreifte Windelschnecke. – Boreo-alpin. – W(H). – Taf. V: 2. – 9i (1)U1, 19l19kG3 (6).

25. *Vertigo* (*Vertigo*) *alpestris* ALDER 1838, Alpen-Windelschnecke. – Sibirisch-boreo-alpin. – Wf. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 9iR2, 9ihS1, 9jX2 (6), 20kF3 (2) (cf.), 20jF4, 20kF4 (6), 6hE2 (cf.), 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6hH5.

Vertigo sp. (Embryonalschale, rechtsgewundene Art). – Wf(Ws). – 9iQ1.

Vertiginidae, nicht näher bestimmbare Embryonalschalen und Fragmente. – Wf(Of). – 8hN1N2O1, 9iT1T2, 9ijU2, 20lG1, 19/20lG3 (1).

Enidae

Ena TURTON 1831

26. *Ena montana* (DRAPARNAUD 1801), Berg-Vielfraßschnecke. – Mitteleuropäisch-alpin-karpatisch. – W. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 9iR2, 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20iF2A (4), 20jF4, 20kF4 (6), 20kG1 (6), 6hE2 (cf.), 6gF2, 6gH3, 6hH5.

Merdigera HELD 1838

27. *Merdigera obscura* (O.F. MÜLLER 1774), Kleine Vielfraßschnecke. – (Mittel-)Europäisch. – W. – 6hE2.

Clausiliidae

Cochlodina A. FÉRUSSAC 1821

28. *Cochlodina* (*Cochlodina*) *laminata* (MONTAGU 1803), Glatte Schließmundschnecke. – Europäisch. – W. – Taf. V: 3. – 9hL1, 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 20iF2A (4), 20kF4 (6), 20jE2, 6hE2, 6gF2 (mit cf.), 6hG2, 6hH1 (mit cf.), 6hH5 (mit cf.), 10gH2.

Ruthenica LINDHOLM 1924

29. *Ruthenica filograna* (ROSSMÄSSLER 1836), Zierliche Schließmundschnecke. – (Ost-)Mitteleuropäisch. – W. – Taf. V: 4–6. – 20lG1, 6hE2, 6hG2, 6hH1.

Macrogastra W. HARTMANN 1841

30. *Macrogastra* (*Macrogastra*) *ventricosa* (DRAPARNAUD 1801), Bauchige Schließmundschnecke. – Europäisch. – W(H). – Taf. VI: 1, 2. – 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 6hE2 (mit cf.), 6gF2 (mit cf.), 6hG2, 6hH1 (mit cf.), 6hH5 (mit cf.).

31. *Macrogastra* (*Pyrostoma*) *attenuata lineolata* (HELD 1836), (Nördliche) Mittlere Schließmundschnecke. – West- u. mitteleuropäisch. – W. – 6gF2.

    In Österreich liegen die Vorkommen vor allem in Vorarlberg und Nordtirol, wobei diese Vorkommen einerseits mit denen in den Allgäuer Alpen, andererseits mit denen im Gebiet des Chiemsees in Zusammenhang stehen. Nach einer größeren Areallücke findet sich *Macrogastra attenuata lineolata* wieder im nordwestlichen Oberösterreich im Sauwald, rechts und links der Donau. Auch hier bestehen Arealzusammenhänge, und zwar mit dem Bayrischen Wald. Weiter östlich reicht diese Unterart nicht, vgl. KLEMM (1974: 331, 333, Karte 107); auch FECHTER & FALKNER (1989: 160, Bilder 8, 9, 14), LOŽEK (1964: 275), FALKNER (1990: 102) und NORDSIECK (1993: 37; Anmerkungen zur Taxonomie).

    Dieser wenn auch nicht ganz sichere Fund zeigt ein ehemals größeres nördliches Areal dieser Unterart an und würde durchaus in das bekannte rezente Verbreitungsbild passen. Er wird hier jedoch vorbehaltlich bewertet, da Fragmente mit denen anderer *Macrogastra*-Arten, z. B. *plicatula* (DRAPARNAUD 1801) oder auch *densestriata* (ROSSMÄSSLER 1836) verwechselt werden könnten.

32. *Macrogastra* (P.) *plicatula* (DRAPARNAUD 1801), Gefältelte Schließmundschnecke. – (Mittel-) Europäisch. – W. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM2, 9hP1P2 (cf.), 9ihS2 (cf.), 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20jF4, 20kF4 (6), 6hE2, 6gF2, 6hG2 (mit cf.), 6hH2 (cf.), 6gH3 (cf.), 6hH5 (cf.), 10gH2, 20j12 (cf.).

Macrogastra sp. (unspezifische Fragmente). – W, W(H). – 20jH3, 20jF1, 6hH5.

Clausilia DRAPARNAUD 1805

33. *Clausilia* (*Clausilia*) *rugosa parvula* (A. FÉRUSSAC 1807), Kleine Schließmundschnecke. – Alpin-westmitteleuropäisch. – Mf. – 9hL2, 19/20lG3 (1), 20lC, 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6hH5 (mit cf.), 10hK2.

34. *Clausilia* (*Andraea*) *dubia* DRAPARNAUD 1805, Gitterstreifige Schließmundschnecke. – Mitteleuropäisch. – Wf. – Taf. VI: 3, 4. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 9iQ1, 9i (1)U1, 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20iF2A (4), 20jF4, 87.72.3., 20kF4 (6), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5 (mit cf.), 10gH2, 10gJ2, 10hK2.

Neostyriaca A. J. WAGNER 1920

35. *Neostyriaca corynodes* (HELD 1836), Nadel-Schließmundschnecke. – (Nord-)Alpin.- Wf. – 9hL1 (cf.), 9hL2 (cf.), 20jF4.

Clausiliidae (*Macrogastra* sp., *Clausilia* sp.; Juvenilschalen und Windungsfragmente). – W(H),Wf. – Taf. VI: 5, 6. – 9hK2 (cf. *Macrogastra* sp.), 9hL1, 9hL2, 8hM2 (cf. *Macrogastra* u./o. *Clausilia* sp.), 19/20lG3 (1), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5, 10gJ2 (*Macrogastra* oder *Clausilia* sp.), 20j12.

Punctidae

Punctum MORSE 1864

36. *Punctum* (*Punctum*) *pygmaeum* (DRAPARNAUD 1801), Gerippte Punktschnecke. – Paläarktisch. – M(W). – Taf. VI: 7, Taf. VII: 1. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 9ijU2, 9jX2 (3), 9jX2 (6), 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 87.72.3., 20kF4 (6), 6hE2, 6gF2, 6hH1, 6hH5.

Patulidae

Discus FITZINGER 1833

Discus (*Discus*) FITZINGER 1833

37. *Discus* (*Discus*) *ruderatus* (W. HARTMANN 1821), Braune Knopfschnecke. – Sibirisch-boreo-alpin. – W. – Taf. VII: 2–4. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 8hP1, 9jR2, 9hP1P2, 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 9jX2 (3), 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20iF2A (4), 20jF4, 87.72.3., 20kF4 (6), 10iJ2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5, 10hK2.

38. *Discus* (*Gonyodiscus*) *rotundatus* (O.F. MÜLLER 1774), Gefleckte Knopfschnecke. – West- und mitteleuropäisch. – W(M). – Taf. VII: 5, 6. – 19/20lG3 (1), 20jF1, 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6hH5, 10gH2.

39. *Discus* (*Gonyodiscus*) *perspectivus* (MEGERLE V. MÜHLFELD 1816), Gekielte Knopfschnecke. – Dinarisch-karpatisch-ostalpin. – W(H). – Taf. VII: 7, 8. – 20lG1, 19/20lG3 (1), 87.30.1., 6hE2, 6gF2, 6hG2.

Pristilomatidae

Vitrea FITZINGER 1833

40. *Vitrea diaphana* (S. STUDER 1820), Ungenabelte Kristallschnecke. – Alpin-karpatisch. – W. – Taf. VII: 9, Taf. VIII: 1. – 6hE2.

41. *Vitrea crystallina* (O.F. MÜLLER 1774), Gemeine Kristallschnecke. – Europäisch. – W(M). – Taf. VIII: 2. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 9jR2 (cf.), 9hP1P2, 9iR2, 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20jF4, 87.72.3., 20kF4 (6), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5, 10gH2, 10hK2.

42. *Vitrea contracta* (WESTERLUND 1871), Weitgenabelte Kristallschnecke. – West-europäisch. – Wt(Wf). – 6gF2, 6hG2.

Euconulidae

Euconulus REINHARDT 1883

43. *Euconulus* (*Euconulus*) *fulvus* (O.F. MÜLLER 1774), Hellbraunes Kegelchen. – Holarktisch. – W(M). – 87.72.3.

44. *Euconulus* (*Euconulus*) *praticola* (REINHARDT 1883), Dunkles Kegelchen. – Westpaläarktisch. – P. – Taf. VIII: 3. – 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 8hP1, 9hP1P2 (cf.), 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 9ijU2, 9jX2 (3), 9jX2 (6), 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 20jF4, 87.87.3., 20kF4 (6), 6gF2, 6hH1, 6gH3, 6hH5.

Oxychilidae

Oxychilus FITZINGER 1833

45. cf. *Oxychilus* (*Oxychilus*) *cellarius* (O.F. MÜLLER 1774), Keller-Glanzschnecke. – Nord- und mitteleuropäisch. – M. – 8hM2.

Morlina A.J. WAGNER 1914

46. *Morlina glabra glabra* (ROSSMÄSSLER 1835), Wald-Glanzschnecke. – W(M). – 6hE2.

Oxychilinae (nicht bestimmbare Embryonalschalen und Fragmente). – W(M). – 20lG1, 6hE2, 6gH3.

Aegopinella LINDHOLM 1927

47. *Aegopinella pura* (ALDER 1830), Kleine Glanzschnecke. – Europäisch. – W. – Taf. VIII: 4, 5. – 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 6hE2, 6gF2, 6hG2.

48. *Aegopinella nitens* (MICHAUD 1831), Weitmündige Glanzschnecke. – Alpin-mitteleuropäisch. – W. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 8hP1, 9jR2, 9iR2, 9ihS2, 9iT1T2, 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20G3 (1), 87.30.1., 20iF2A (4), 20jF4, 20jH3, 20kF4 (6), 20kF4 (2), 20kG1 (6), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3 (mit cf.), 6hH5 (cf.), 10hK2.

Aegopinella sp. (Embryonalschalen und unspezifische Fragmente). – W. – 20kF3 (2), 6hE2 (cf. *nitens*), 6gF2, 6hG2 (cf. *nitens*), 6hH1.

Nesovitrea C.M. COOKE 1921

49. *Nesovitrea* (*Perpolita*) *hammonis* (STRÖM 1765), Braune Streifenglanzschnecke. – Westpaläarktisch. – W(M). – Taf. IX: 1, 2. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 8hP1, 9jR2, 9hP1P2, 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 9jX2 (3), 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 20jF4, 87.72.3., 10gH2.

50. *Nesovitrea* (*Perpolita*) *petronella* (L. PFEIFFER 1853), Weißliche Streifenglanzschnecke. – Boreo-alpin. – H. – 9hL2, 9iQ1.

Milacidae

51. cf. Milacidae, Schälchen. – Ws(Of). – Taf. IX: 3–5. – 9ihS1, 6hE2, 6hH1, 10hK2 (cf.).

Zonitidae

Aegopis FITZINGER 1833

52. *Aegopis verticillus* (LAMARCK 1822), Wirtelschnecke. – Ostalpin-dinarisch. – W. – 87.30.1. (cf.), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6gH3 (cf.), 6hH5.

Vitrinidae

Semilimax STABILE 1845

53. *Semilimax semilimax* (J. FÉRUSSAC 1802), Weitmündige Glasschnecke. – Alpin-mitteleuropäisch. – W(H). – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 9ihS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 87.72.3., 6hE2, 6gF2, 6hH1, 6hH5.

54. *Semilimax kotulae* (WESTERLUND 1883), Berg-Glasschnecke. – Alpin-karpatisch. – W. – 8hM1.

cf. *Semilimax* sp. (Juvenilschalen). – W(H). – 8hN1N2O1, 9ihS2.

Vitrina DRAPARNAUD 1801

55. *Vitrina pellucida* (O.F. MÜLLER 1774), Kugelige Glasschnecke. – Holarktisch. – M. – 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 9ijU2, 9jX2 (3), 20kF3 (2), 87.72.3., 20jH3.

Limacidae

Limax LINNAEUS 1758

56. *Limax* sp., Schälchen. – W. – Taf. X: 1, 2. – 9hK2, 8hM1, 8hN1N2O1 (cf.), 9iQ1, 9ihS1.

Agriolimacidae

Deroceras RAFINESQUE 1820

57.–58. *Deroceras* sp., Schälchen (mindestens 2 Arten). – M(P). – Taf. X: 4, 5. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9i (1)U1, 87.30.1., 20jF4, 87.72.3., 6hE2, 6gF2, 6hH1, 10gH2.

59. Limacoidea (nicht näher zuordenbar). – W(M). – Taf. X: 3. – 9hL1, 8hM1, 9i (1)U1, 20lG1, 20lK1 (1), 20lC.

Bradybaenidae

Fruticicola HELD 1838

60. *Fruticicola fruticum* (O.F. MÜLLER 1774), Gemeine Strauchschnecke. – Westasiatisch- (mittel-) europäisch. – W(M). – Taf. XI: 1. – 9hK2 (cf.), 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 9ihS2, 20jD1D2E1, 20lF1+F2, 20kF4 (6), 20kG1 (6), 87.19.2., 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5, 10gH2, 10hK2.

Hygromiidae

Euomphalia WESTERLUND 1889

61. *Euomphalia strigella* (DRAPARNAUD 1801), Große Laubschnecke. – Ost- und mitteleuropäisch. – Ws(S). – 9hL1 (cf.), 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 6hH1 (cf.).

Trochulus CHEMNITZ 1786

62. *Trochulus* (*Trochulus*) *hispidus* (LINNAEUS 1758), Gemeine Haarschnecke. – Europäisch. – M. – 9hL2, 8hM1 (cf.), 8hM2, 8hN1N2O1, 9hP1P2, 9iQ1, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9i (1)U1, 9jX2 (3), 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 6gF2.

63. *Trochulus* (*Trochulus*) cf. *striolatus austriacus* (MAHLER 1952), Salzkammergut-Haarschnecke. – Salzkammergut. – W(H). – 6hH5.

Zur Problematik dieser *Trochulus* (vormals *Trichia*)-Gruppe siehe u.a. FALKNER (1982: 31, 1995: 99–100), FRANK (2006: 539–543), MAHLER (1952: 35; sub *T. montana* (STUD.)).

Petasina H. BECK 1847

64. *Petasina* (*Petasina*) *unidentata* (DRAPARNAUD 1805), Einzähnige Haarschnecke. – Ostalpin-westkarpatisch. – W(H). – Taf. XI: 2, 3. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hP1, 9jR2, 9iQ1, 9iR2, 9iT1T2, 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20iF2A (4), 20jF4, 87.72.3., 20jH3, 20kF4 (6), 20jF1, 20kF4 (6), 20lC, 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5, 10hK2, 20j12.

65. *Petasina* (*Edentiella*) *edentula* (DRAPARNAUD 1805), Zahnlose Haarschnecke. – (West-) Alpin. – W(H). – 6hG2, 6hH1, 6gH3.

Monachoides GUDE & B.B. WOODWARD 1921

66. *Monachoides incarnatus* (O.F. MÜLLER 1774), Inkarnatschnecke. – Mitteleuropäisch. – W. – 9hK2, 9hL1, 8hM1, 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20iF2A (4), 20jF4, 20kF4 (6), 20jD1D2E1, 20jD3, 20kF4 (6), 20kG1 (6), 20lC, 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 10gH2, 20j12.

Hygromiidae (nicht bestimmbare Schalenreste) – 6gH3.

Helicidae

Arianta TURTON 1831

67. *Arianta arbustorum* (LINNAEUS 1758), Gemeine Baumschnecke. – Mittel- und nordeuropäisch. – W(M). – Taf. XI: 4–6. – 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1, 8hP1, 9jR2, 9hP1P2, 9iQ1, 9iR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1, 9ijU2, 9jX2 (3), 9jX2 (6), 20lG1, 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20iF2A (4), 20jF4, 87.72.3., 20jH3, 20jVerf.12, 20kF4 (6), 10iJ2, 19kH3 (2), F9IV/4/2, 20jF1, 20kF4 (2), 20kG1 (6), 20lH1 (1), 20lK1 (1), 20lC, 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5, 10gH2, 10gJ2, 10hK2, 20j12.

Arianta arbustorum vel *Fruticicola fruticum* (Splitter). – W(M). – 9ihS2, 6hE2, 6gF2, 10hK2.

Helicigona A. FÉRUSSAC 1821

68. *Helicigona lapicida* (LINNAEUS 1758), Steinpicker. – West- und mitteleuropäisch. – W(Wf). – 9hK2, 9hL1, 9hL2 (cf.), 8hM1, 8hM2, 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20jF4, 20kF4 (6), 6hE2, 6gF2.

Chilostoma FITZINGER 1833

69. cf. *Chilostoma* (*Chilostoma*) *achates* (ROSSMÄSSLER 1835), Achat-Felsenschnecke. – Ostalpin. – Of. – 20jF4.

Isognomostoma FITZINGER 1833

70. *Isognomostoma isognomostomos* (SCHRÖTER 1784), Geritzte Maskenschnecke. – Alpin-karpatisch. – W. – Taf. XI: 7, 8. – 9hK2, 20lG1, 19l19kG3 (6), 19/20lG3 (1), 87.30.1., 20iF2A (4), 20jF4, 20lH1 (1), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5.

Causa SCHILEYKO 1971

71. *Causa holosericea* (S. STUDER 1820), Genabelte Maskenschnecke. – Alpin-westkarpatisch. – W. – 19l19kG3 (6), 20kF3 (2), 19/20lG3 (1), 20jH3, 20kF4 (6), 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5.

Helix LINNAEUS 1758

72. *Helix* (*Helix*) *pomatia* LINNAEUS 1758, Weinbergschnecke. – Südost- und mitteleuropäisch. – W,Ws(M). – 20lG1, 20jD1D2E1, 20jD3, 20jE2, 20jF1, 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH5.

Gesamtindividuenzahl: 8911.

5.2. Coenologische Auswertung

Die ökologische Bewertung der einzelnen Arten entspricht der in früheren Arbeiten der Autorin angewendeten, u. a. FRANK (1990, 1997b, 2006). Die Kurzkennzeichnungen wurden in diesen wie auch in der vorliegenden Arbeit in Anlehnung an LOŽEK (1964, 1982), RÄHLE (1983b, 1987a) und FALKNER (1990) gewählt, um eine möglichst gute Vergleichbarkeit zu gewährleisten. Die Rückrechnung der Fragmente auf ganze Individuen erfolgte nach LOŽEK (1964: 47–49). In den Tabellen werden die Arten nach ökologischen Gruppen zusammengefasst, die Arten- und Individuenzahlen ausgerechnet und die relativen Anteile dieser Einheiten an der Gesamtfauna (in %) ermittelt.

Bei der Besprechung der zeitlichen Einstufung wird versucht, überregionale Korrelationen herzustellen.

5.2.1. Ältere Dryas-Zeit

Tab. 2: 9ijU2. – Abb. 6. Substratmenge: < 1 l. Splitter, nicht mehr getrennt: 500–1000, darin dominant: *Abida secale*, *Punctum pygmaeum*.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
Wf(Of): *Abida secale* (23), Vertiginidae, nicht bestimmbar (1 Apex; rechtsgewundene Art)	2 (20,0)	24 (13,6)
W(M): *Arianta arbustorum* (2)	1 (10,0)	2 (1,1)
„Offenland"		
O: *Pupilla muscorum* (4)	1 (10,0)	4 (2,3)
O(Ws): *Vallonia costata costata* (58)	1 (10,0)	58 (32,9)
O(H): *Vallonia pulchella* (15)	1 (10,0)	15 (8,5)
„Mesophile Standorte"		
M: *Vitrina pellucida* (4)	1 (10,0)	4 (2,3)
M(W): *Punctum pygmaeum* (55)	1 (10,0)	55 (31,2)
„Feuchtbiotope"		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (9)	1 (10,0)	9 (5,1)
„Nassbiotope"		
P: *Euconulus praticola* (5)	1 (10,0)	5 (2,8)
Gesamt	10	176

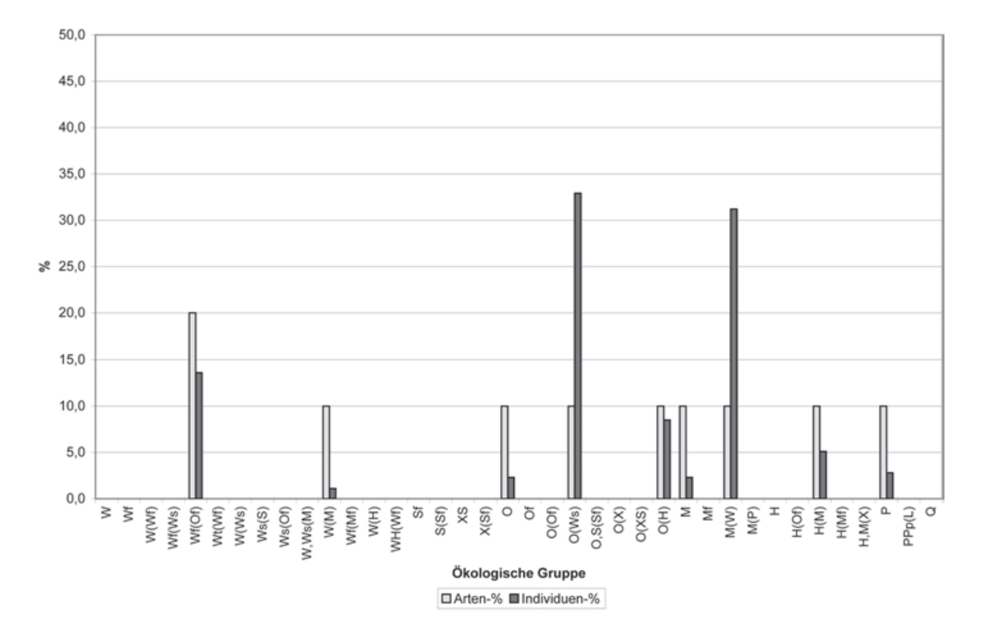


Abb. 6: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9ijU2.

Eine artenarme Gemeinschaft, die von anspruchslosen Elementen des trockenen, offenen bis halboffenen Graslandes (*Vallonia costata*: 32,9 % der Individuen), mittelfeuchter verschiedener Habitate (*Punctum pygmaeum*: 31,2 % der Individuen) und von der petrophilen *Abida secale* (13 % der Individuen) beherrscht wird. Thermisch anspruchsvolle Arten fehlen.

Alles in allem war die Landschaft offen, mit einzelnen Gebüschgruppen und Gebüschen; teils mittelfeuchte Gras- und krautreiche Bestände mit Hochstauden, teils eher trockene, grasige, heideartige Flächen mit Trockenbusch. Vereinzelte Felsblöcke, teils besonnt, teils schattig sind ebenso angezeigt (*Abida secale*) wie bodenfeuchte Senken (*Euconulus praticola*) und Feuchtwiesen (*Vallonia pulchella*).

Klimacharakter: mittelfeucht bis feucht, kühl-gemäßigt.

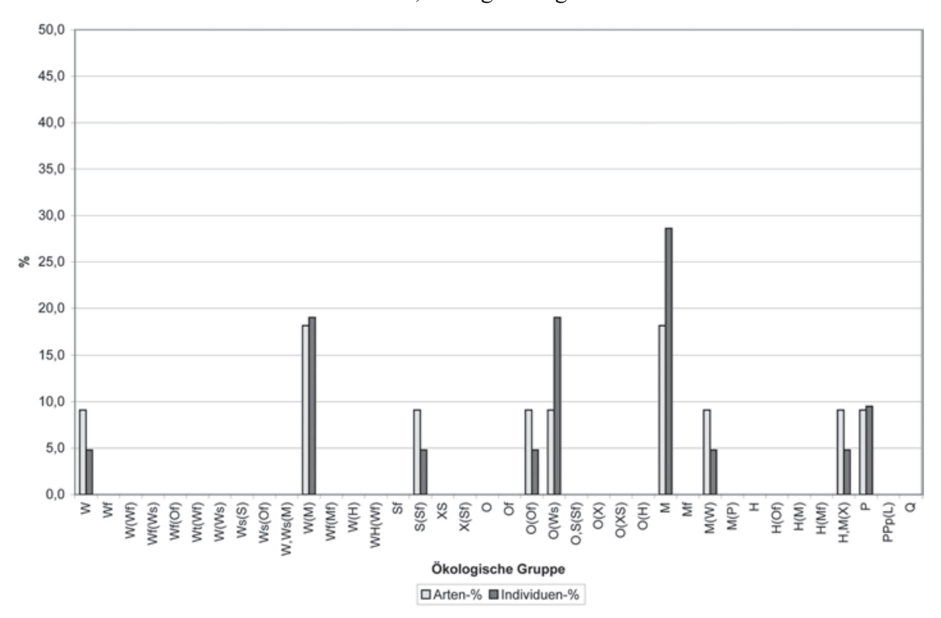


Abb. 7: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9jX2(3).

Tab. 3: 9jX2 (3). – Abb. 7. Substratmenge: < 1 l. Beifunde: Knochensplitter. Splitter, nicht mehr getrennt: 7.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W: *Discus ruderatus* (1)	1 (9,1)	1 (4,8)
W(M): *Perpolita hammonis* (2), *Arianta arbustorum* (2)	2 (18,2)	4 (19,0)
„Trockenbiotope"		
S(Sf): *Granaria frumentum* (1)	1 (9,1)	1 (4,8)
„Offenland"		
O(Of): *Columella columella* (1)	1 (9,1)	1 (4,8)
O(Ws): *Vallonia costata* (4)	1 (9,1)	4 (19,0)
„Mesophile Standorte"		
M: *Vitrina pellucida* (4), *Trochulus hispidus* (2)	2 (18,2)	6 (28,6)
M(W): *Punctum pygmaeum* (1)	1 (9,1)	1 (4,8)
„Feuchtbiotope"		
H,M(X): *Cochlicopa* sp. (1)	1 (9,1)	1 (4,8)
„Nassbiotope"		
P: *Euconulus praticola* (2)	1 (9,1)	2 (9,5)
Gesamt	11	21

Ebenfalls eine arten- und individuenarme Gemeinschaft, die von der euryöken Gruppe (M: 28,6 % der Individuen), anspruchslosen Elementen verschiedener mittelfeuchter bis Waldstandorte [W(M): 19,0 % der Individuen] und von *Vallonia costata* (19,0 % der Individuen) dominiert wird.

Landschaftsbild und Klimacharakter weitgehend dem der vorigen Gemeinschaft entsprechend, obwohl *Vallonia costata* in geringeren prozentuellen Anteilen beteiligt ist. Dies würde für eine relativ geringere Flächenausdehnung der offenen bis halboffenen, trockeneren Graslandschaften mit Gebüschen sprechen.

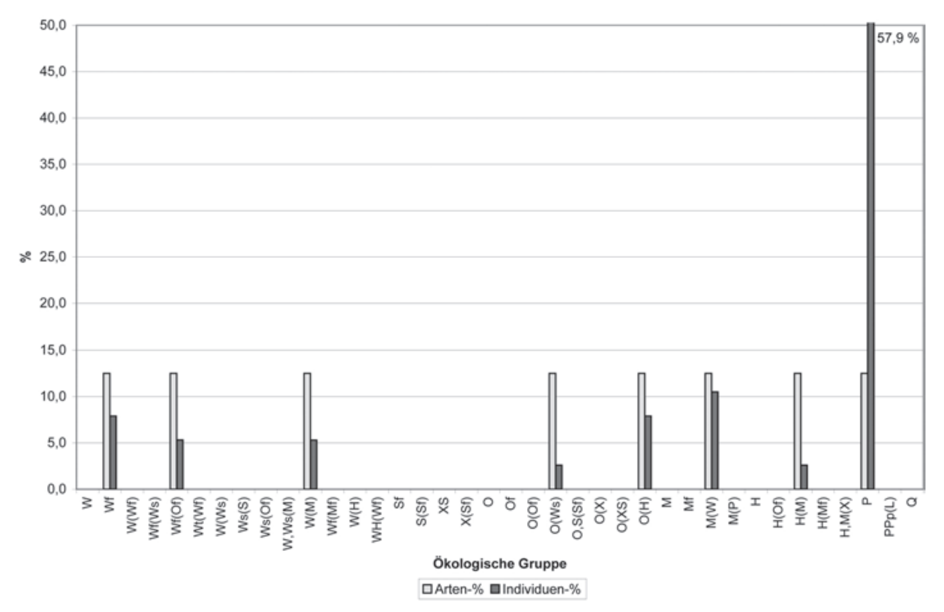


Abb. 8: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9jX2(6).

Tab. 4: 9jX2 (6). – Abb. 8. Substratmenge: < 1 l. Splitter, nicht mehr getrennt: 15. Bemerkungen: optimale Morphometrie bei *Euconulus praticola*.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte"		
Wf: *Vertigo alpestris* (3)	1 (12,5)	3 (7,9)
Wf(Of): *Abida secale* (2)	1 (12,5)	2 (5,3)
W(M): *Arianta arbustorum* (2)	1 (12,5)	2 (5,3)
„Offenland"		
O(Ws): *Vallonia costata* (1)	1 (12,5)	1 (2,6)
O(H): *Vallonia pulchella* (3)	1 (12,5)	3 (7,9)
„Mesophile Standorte"		
M(W): *Punctum pygmaeum* (4)	1 (12,5)	4 (10,5)
„Feuchtbiotope"		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (1)	1 (12,5)	1 (2,6)
„Nassbiotope"		
P: *Euconulus praticola* (22)	1 (12,5)	22 (57,9)
Gesamt	8	38

Eine arten- und individuenarme Gemeinschaft, die aber stark feuchtigkeitsbetont ist (*Euconulus praticola* zu 57,9 % an der Gesamtindividuenzahl beteiligt). Wieder fehlen anspruchsvolle Komponenten.

Die Landschaft war weitgehend offen mit nassen Kraut- und Hochstaudenbiotopen, möglicherweise Sümpfen, mittelfeuchten Wiesen mit krautigen Pflanzen, Gebüschgruppen und größeren Steinen. Trockene Grasheiden waren nur gering entwickelt, wahrscheinlich an Böschungen (*Vallonia costata*: 2,6 % der Individuen).

Klimacharakter: sehr feucht, gemäßigt-kühl.

Tab. 5: Sammeltabelle der ökologischen Gruppen.

	9ijU2		9jX2 (3)		9jX2 (6)	
	A (%)	I (%)	A (%)	I (%)	A (%)	I (%)
W	-	-	1 (9,1)	1 (4,8)	-	-
Wf	-	-	-	-	1 (12,5)	3 (7,9)
Wf(Of)	2 (20,0)	24 (13,6)	-	-	1 (12,5)	2 (5,3)
W(M)	1 (10,0)	2 (1,1)	2 (18,2)	4 (19,0)	1 (12,5)	2 (5,3)
S(Sf)	-	-	1 (9,1)	1 (4,8)	-	-
O	1 (10,0)	4 (2,3)	-	-	-	-
O(Of)	-	-	1 (9,1)	1 (4,8)	-	-
O(Ws)	1 (10,0)	58 (32,9)	1 (9,1)	4 (19,0)	1 (12,5)	3 (2,6)
O(H)	1 (10,0)	15 (8,5)	-	-	1 (12,5)	3 (7,9)
M	1 (10,0)	4 (2,3)	2 (18,2)	6 (28,6)	-	-
M(W)	1 (10,0)	55 (31,2)	1 (9,1)	1 (4,8)	1 (12,5)	4 (10,5)
H(M)	1 (10,0)	9 (5,1)	-	-	1 (12,5)	1 (2,6)
H,M(X)	-	-	1 (9,1)	1 (4,8)	-	-
P	1 (10,0)	5 (2,8)	1 (9,1)	2 (9,5)	1 (12,5)	22 (57,9)

Hinsichtlich der Artenarmut und der Eintönigkeit der Zusammensetzung erinnern diese Gemeinschaften etwas an den als jung-dryaszeitlich angesprochenen Komplex, doch sind sie nicht ident mit diesem (siehe später). Fazielle Unterschiede bestehen vor allem in der Beteiligung der Gruppe „P“ (im vorliegenden Fall bis zu 57,9 % der Individuen), der Gruppe „M“ (bis 28,6 % der Individuen), bei den genannten Gemeinschaften in der stärkeren Präsenz der Gruppe „W“ (bis 18,2 % der Individuen) und der Gruppe „W(M)“ (bis 34,5 % der Individuen).

Der Klimacharakter dürfte hier zwischen mittelfeucht bis sehr feucht, bei kühl-gemäßigten Temperaturverhältnissen gewesen sein.

Daraus resultiert ein weitgehend offenes bis halboffenes Landschaftsbild, mit feuchten bis nassen, kraut- und hochstaudenreichen Biotopen, auch Sümpfe sind wahrscheinlich ausgebildet gewesen. Dazu verschiedene mittelfeuchte Habitate, doch vermutlich nur Gebüschgruppen und Gebüsche; trockene (buschbestandene) Grasheiden verschiedener Ausdehnung; größere, wahrscheinlich gedeckte Felsblöcke und Steine.

Die Thanatocoenosen dürften als älter als die Alleröd-Schwankung anzusehen sein, vermutlich die dieser vorausgehende Phase repräsentieren: diese Abkühlungsphase könnte der Älteren Dryaszeit entsprechen.

Nach KAISER (1993: 179–180) wird die Chronozone der Älteren Dryas als ein nur ange-

deutetes, kurzes Interstadial, bei 12.000 bis 11.800 a BP angesetzt. Damit geht der Befund von DRAXLER (1987) konform: ^{14}C: 11.930 ± 250 a BP (Profil Schmiedgut) und ^{14}C: 11.970 ± 200 a BP (Profil Ramsau/Bad Goisern). Diese Chronozone wird in den $\delta\,^{18}$O-Profilen mit der ersten negativen Schwankung nach dem Bölling-Maximum korreliert. Im Profil Dättnau wird die Lücke zwischen Bölling-Chronologie und Alleröd-Chronologie 1 als Indiz für die Existenz der Älteren Dryas angesehen. Doch kann eine durchgehende Bewaldung nicht völlig ausgeschlossen werden, da dort sonst keine eindeutigen Fundlücken feststellbar waren.

Der Bewaldungsbeginn im Gebiet von Two Creeks (Wisconsin, Nordamerika) um 12.000 a BP fällt mit dem Höhepunkt des mwp (melt-water-pulse) 1A zusammen. Die weitere Ausdehnung des Two Creeks Forests erfolgte während der nächsten 250 Jahre. Ein Zusammenhang zwischen der Älteren Dryas in Grönland und Teilen Europas und dieser Two Creek-Phase wird vermutet.

Im Molluskenprofil im Dättnau (WSW von Winterthur, am Fuß des Brüttener Plateaus; Paralleltal zu dem der Töss; Schweiz) gibt es für diese Zeit keine klaren Anhaltspunkte, außer man bringt die größere der zwei Überschwemmungsphasen damit in Zusammenhang, die in der Chronozone Bölling (Pollenzone 1b, Proben 74 bis 64, Koten 479,30 bis 480,20 m) nachgewiesen worden sind. Zu Pollen- und Baumfunden würden sich keine Widersprüche ergeben (KAISER 1993: 49). Botanisch nachweisbar waren *Pinus*, *Betula*, *Juniperus*, *Artemisia*, Gramineae, Cyperaceae; auf einige Überschwemmungen deuten *Gyraulus crista*, *G. laevis* und *Anisus leucostoma* hin (KAISER 1993: 56, fig. 21).

Ein weiteres Beispiel ist die Fundstelle Wylermoos (auf dem Belpberg, Berner Gebiet, Schweiz): Um 1 m Tiefe, Pollenzone 1c; markanter Einbruch der Baumpollenanteile auf knapp 60 %, ausgeglichen durch Gramineae, *Artemisia* (KAISER 1993: 57, 61); dazu deutliche Abnahme von *Valvata piscinalis piscinalis* und vorübergehendes oder völliges Verschwinden einzelner Arten. *Hippeutis complanatus* tritt nur in dieser Phase auf; *Lymnaea stagnalis* erscheint im Faunenbild (KAISER 1993: 64).

LOŽEK (1982: 20) schreibt über diese Phase: „Die ältere Dryas-Zeit ist vermutlich die Zeit des Rückzuges einiger hochkaltzeitlicher Elemente der Lößsteppe. Zu einem deutlicheren Faunenwandel, der vor allem in der Zunahme von feuchtigkeitsbedürftigen Elementen und *Vallonia costata* (MÜLL.) seinen Ausdruck findet, kommt es offenbar im Alleröd, während die Jüngere Dryas-Zeit nur durch eine wenig ausgeprägte Verarmung angedeutet ist und bisher an keiner Fundstelle verlässlich belegt werden konnte. Als ganzes gesehen, weist die spätglaziale Weichtierfauna im nicht vereisten Teil Mitteleuropas ziemlich charakteristische Züge auf und unterscheidet sich sowohl von den pleniglazialen als auch von den ältestholozänen Molluskenbeständen (LOŽEK & THOSTE 1972, LOŽEK & ŠIBRAVA 1982).“

Die Befunde aus vorliegender Fundstelle entsprechen diesen Ausführungen in verschiedener Hinsicht recht gut. Vor allem die Feuchtigkeitsbetonung und die Hinweise auf die Vegetation lassen dazu Parallelen erkennen. Freilich darf man nicht vergessen, dass mehr Vergleichsfundstellen bekannt sein müssten, um die Ergebnisse absichern zu können; vor allem auch absolute Datierungen. Doch dürfte die getroffene Zuordnung zu dieser Phase den Umständen einigermaßen gerecht werden.

5.2.2. Alleröd-Schwankung

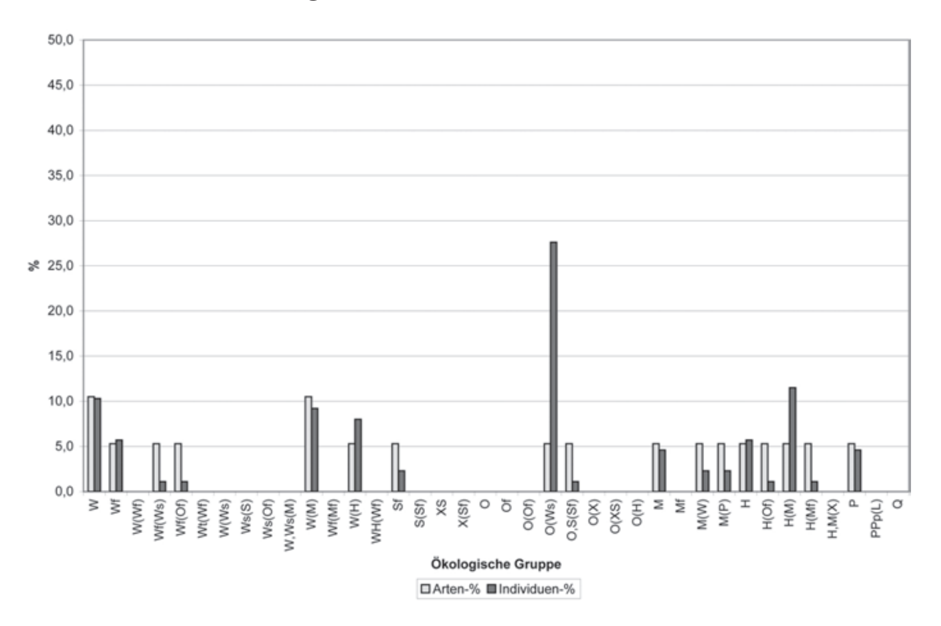


Abb. 9: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9iQ1.

Tab. 6: 9iQ1. – Abb. 9. Substratmenge: <1 l. Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 100; darin viel *Arianta arbustorum*.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Discus ruderatus* (8), *Limax* sp. (1)	2 (10,5)	9 (10,3)
Wf: *Clausilia dubia* (5)	1 (5,3)	5 (5,7)
Wf(Ws): *Vertigo* sp. (1 Apex; rechtsgewundene Art)	1 (5,3)	1 (1,1)
Wf(Of): *Abida secale* (1)	1 (5,3)	1 (1,1)
W(M): *Perpolita hammonis* (1), *Arianta arbustorum* (7)	2 (10,5)	8 (9,2)
W(H): *Petasina unidentata* (7)	1 (5,3)	7 (8,0)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (2)	1 (5,3)	2 (2,3)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (24)	1 (5,3)	24 (27,6)
O,S(Sf): *Pupilla* sp. (1)	1 (5,3)	1 (1,1)
„Mesophile Standorte“		
M: *Trochulus hispidus* (4)	1 (5,3)	4 (4,6)
M(W): *Punctum pygmaeum* (2)	1 (5,3)	2 (2,3)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, <2mm; 2)	1 (5,3)	2 (2,3)
„Feuchtbiotope“		
H: *Perpolita petronella* (5)	1 (5,3)	5 (5,7)
H(Of): *Columella* sp. (1)	1 (5,3)	1 (1,1)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (10)	1 (5,3)	10 (11,5)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (1)	1 (5,3)	1 (1,1)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (4)	1 (5,3)	4 (4,6)
Gesamt	19	87

Eine Gemeinschaft von mittlerem Artenreichtum, der anspruchsvolle Komponenten fehlen und die mesophil geprägt ist. *Vallonia costata* und *Cochlicopa lubrica* sind die dominierenden Arten, ebenso *Arianta arbustorum*. Das Landschaftsbild dürfte von mittelfeuchten, kraut- und hochstaudenreichen Phytosozietäten bestimmt gewesen sein; lokal waren auch vernässte Gräben und/oder Mulden vorhanden. Gebüschgruppen, auch mit anspruchslosen Bäumen, boten für *Discus ruderatus*, eine große *Limax*-Art und die anderen Vertreter der Standortsgruppen „W(M)“ und „W(H)“ Lebensräume. *Clausilia dubia*, *Abida secale* und *Pyramidula pusilla* zeigen Felsbetonung an, *Vallonia costata* das Vorhandensein größerer trockener, auch gebüschbestandener Rasenflächen.

Klimacharakter: kühl-gemäßigt, mittelfeucht.

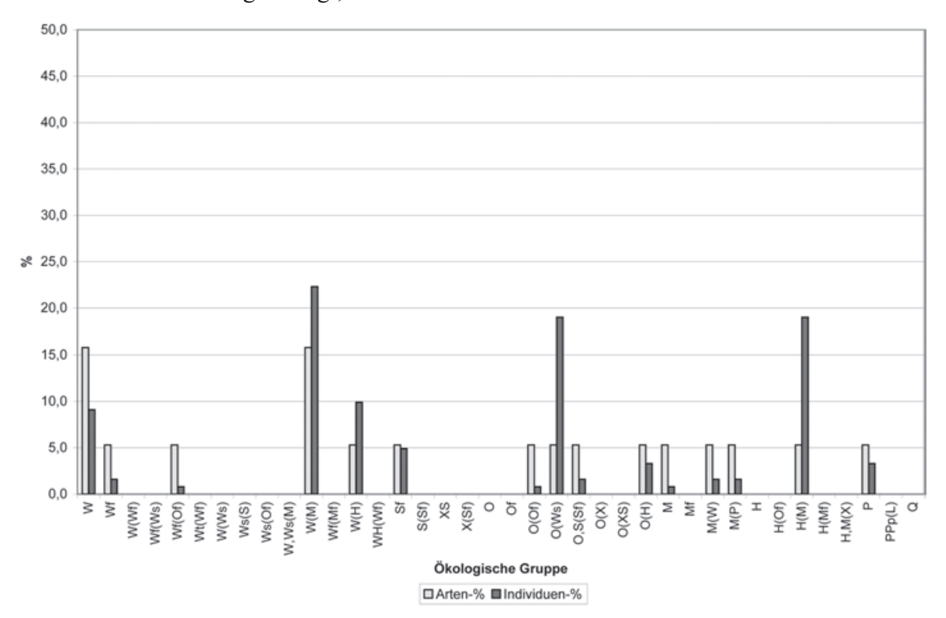


Abb. 10: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9jR2.

Tab. 7: 9iR2. – Abb. 10. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Schnecken-Eier (5; <1 mm, fast rund, gelblichweiß, ohne Micropyle). Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 20. Bemerkungen: *Vallonia pulchella* in kräftiger Schalenausbildung.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Ena montana* (1), *Discus ruderatus* (9), *Aegopinella nitens* (1)	3 (15,8)	11 (9,1)
Wf: *Vertigo alpestris* (2)	1 (5,3)	1 (0,8)
Wf(Of): *Abida secale* (1)	1 (5,3)	1 (0,8)
W(M): *Vitrea crystallina* (1), *Perpolita hammonis* (21), *Arianta arbustorum* (5)	3 (15,8)	27 (22,3)
W(H): *Petasina unidentata* (12)	1 (5,3)	12 (9,9)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (6)	1 (5,3)	6 (4,9)
„Offenland“		
O(Of): *Columella columella* (1)	1 (5,3)	1 (0,8)
O(Ws): *Vallonia costata costata* (23)	1 (5,3)	23 (19,0)
O,S(Sf): *Pupilla* sp. (2)	1 (5,3)	2 (1,6)

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
O(H): *Vallonia pulchella* (4)	1 (5,3)	4 (3,3)
„Mesophile Standorte“		
M: *Vitrina pellucida* (1)	1 (5,3)	1 (0,8)
M(W): *Punctum pygmaeum* (2)	1 (5,3)	2 (1,6)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, <2 mm; 2)	1 (5,3)	2 (1,6)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (23)	1 (5,3)	23 (19,0)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (4)	1 (5,3)	4 (3,3)
Gesamt	19	121

Die Thanatocoenose ist der von Fundnummer 9iQ1 sehr ähnlich, zeigt aber durch *Ena montana* das Vorhandensein einzelner glattrindiger Bäume, beispielsweise Rotbuchen, Eschen oder auch Ahornen an. Die Standortsgruppen „W(M)“ und „H(M)“ sind individuenmäßig wesentlich stärker beteiligt als in der genannten Gemeinschaft, d.h. die Mesophilie ist hier ausgeprägter. Landschaftsbild und Klimacharakter sind etwas mehr feuchtigkeitsbetont, die durch *Vallonia costata* angezeigten, trockeneren Habitate sind von geringerer Ausdehnung.

Die Aussage bezüglich des Klimacharakters ist kühl-gemäßigt, mittelfeucht, doch etwas ausgeprägter als bei der vorigen Gemeinschaft.

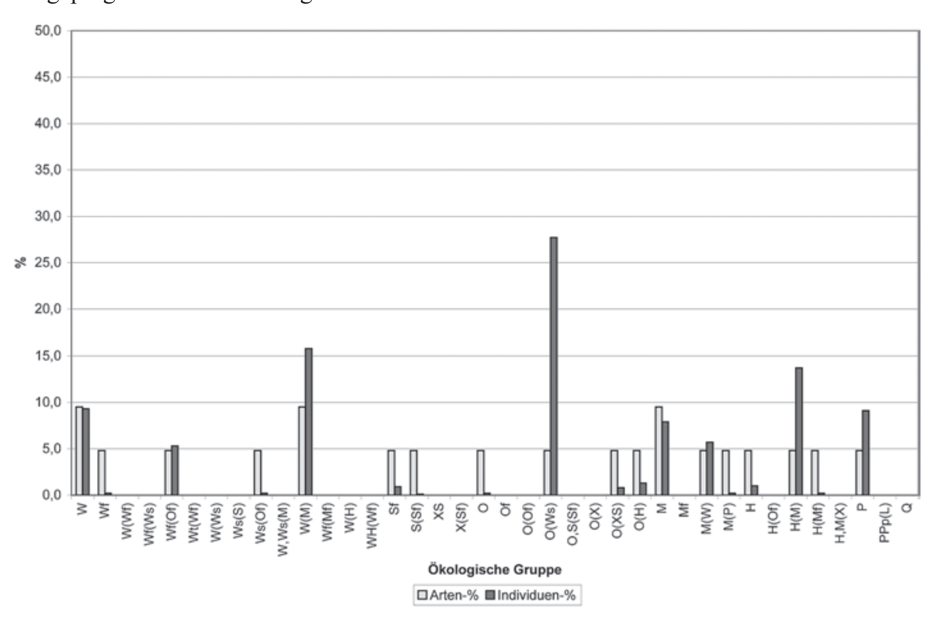


Abb. 11: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9ihS1.

Tab. 8: 9ihS1. – Abb. 11. Substratmenge: <1 l. Splitter, nicht mehr getrennt: mehrere 100, darunter auch Embryonalgewinde verschiedener Arten. Bemerkungen: *Perpolita hammonis* und *Trochulus hispidus* liegen überwiegend als inadulte Individuen vor.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte"		
W: *Discus ruderatus* (71), *Limax* sp. (1)	2 (9,5)	72 (9,3)
Wf: *Vertigo alpestris* (2)	1 (4,8)	2 (0,2)
Wf(Of): *Abida secale* (41)	1 (4,8)	41 (5,3)
Ws(Of): cf. Milacidae (Schälchen; 2)	1 (4,8)	2 (0,2)
W(M): *Perpolita hammonis* (102), *Arianta arbustorum* (20)	2 (9,5)	122 (15,8)
„Trockenbiotope"		
Sf: *Pyramidula pusilla* (7)	1 (4,8)	7 (0,9)
S(Sf): *Pupilla* cf. *sterrii* (1)	1 (4,8)	1 (0,1)
„Offenland"		
O: *Pupilla muscorum* (2)	1 (4,8)	2 (0,2)
O(Ws): *Vallonia costata* (214)	1 (4,8)	214 (27,7)
O (XS): *Pupilla* sp. (*muscorum*-Gruppe; 6 Apices)	1 (4,8)	6 (0,8)
O(H): *Vallonia pulchella* (10)	1 (4,8)	10 (1,3)
„Mesophile Standorte"		
M: *Vitrina pellucida* (4), *Trochulus hispidus* (57)	2 (9,5)	61 (7,9)
M(W): *Punctum pygmaeum* (44)	1 (4,8)	44 (5,7)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, klein; 2)	1 (4,8)	2 (0,2)
„Feuchtbiotope"		
H: *Columella edentula* (8)	1 (4,8)	8 (1,0)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (106)	1 (4,8)	106 (13,7)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (2)	1 (4,8)	2 (0,2)
„Nassbiotope"		
P: *Euconulus praticola* (70)	1 (4,8)	70 (9,1)
Gesamt	21	772

Den beiden vorigen Gemeinschaften entsprechend, doch wesentlich individuenreicher. Die hohen Anteile inadulter Exemplare bei *Perpolita hammonis* und *Trochulus hispidus* sprechen hier wieder für eine Ablagerungszeit im Herbst oder Frühjahr (s. auch bei anderen Fundnummern!).

Klimacharakter: kühl-gemäßigt, mittelfeucht.

Durch die Anwesenheit von zwei Milacidenschälchen (cf.) ist diese Thanatocoenose von besonderem tiergeographischem Interesse. Diese Tiere sind in der Regel nachtaktive Bodentiere, die mitunter tief vergraben im Erdreich leben. Synanthrope Arten, vor allem *Tandonia budapestensis* (HAZAY 1891), haben sich als Kulturfolger in der jüngsten Vergangenheit aus dem südostalpin-nordbalkanischen Raum weit nach Mittel- und Westeuropa verbreitet. In Österreich ist sie vor allem im pannonisch beeinflussten Gebiet in Niederösterreich gemeldet, ist aber auch aus Burgenland, Oberösterreich, Steiermark, Salzburg (Hallwang, Festung Salzburg), Kärnten und Nordtirol bekannt (Zitate!?) und vermutlich in ständiger Expansion begriffen. Nachweise von Schälchen im anthropogen beeinflussten Gebiet sind daher nur begrenzt zu interpretieren, da sie sekundär ins Sediment gelangt sein können.

Tandonia rustica (MILLET 1843) ist aber im Westen Österreichs natürlich verbreitet (Vorarlberg, Nord- und Osttirol); möglicherweise im Zusammenhang mit ihrem weiter

südlich gelegenen Areal. Die Fundmeldungen sollten aber auf ihre Aktualität überprüft werden. Die verstreuten Nachweise aus Ostösterreich (Burgenland, Niederösterreich, Wien) dürften auf Einschleppung zurückgehen; REISCHÜTZ (1986: 105–106, Karte 14; 107, Karte 13), FECHTER & FALKNER (1989: 184, Abb. 3), KERNEY et al. (1983: 180, Karten 193, 194, Taf. 12, Abb. 4, 5).

FRANK (1992/93, 2004) gelangen mehrere Nachweise von Milacidenschälchen in epiatlantischen, sehr artenreichen Gemeinschaften aus den Kreisgrabenanlagen des Kamptales. Diese und der vorliegende Fund lassen den Schluss zu, dass Milacidae früher, beispielsweise während der postglazialen Erwärmung, möglicherweise auch noch früher, während pleistozäner Warmzeiten, wesentlich weiter verbreitet waren als heute. Vor allem der Elsbethener Kontext scheint autochthon zu sein, da sekundäre Vermischungen hier ziemlich sicher auszuschließen sind. Arealverluste während des jüngeren Holozäns sind von verschiedenen Arten bekannt, beispielsweise von *Discus ruderatus* und *Gyraulus laevis* (FRANK 1992/93, 2004, 2006).

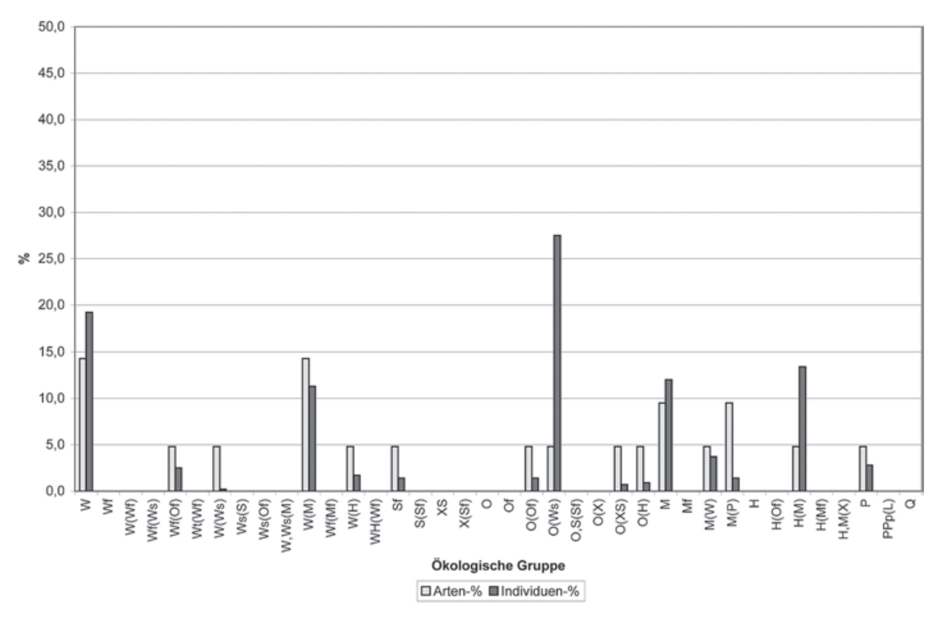


Abb. 12: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9ihS2.

Tab. 9: 9ihS2. – Abb. 12. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Schnecken-Eier (3, etwa 1 mm, rund, gelblich, fast glatt, ohne Micropyle), Regenwurmkonkremente (1), einzelne Knochensplitter. Splitter, nicht mehr getrennt: 500–1000. Bemerkungen: *Cochlicopa lubrica*, *Perpolita hammonis*, *Trochulus hispidus* überwiegend als inadulte Schalen vorliegend.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W: *Macrogastra* cf. *plicatula* (2), *Discus ruderatus* (80), *Aegopinella nitens* (1)	3 (14,3)	83 (19,2)
Wf(Of): *Abida secale* (11)	1 (4,8)	11 (2,5)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (1)	1 (4,8)	1 (0,2)
W(M): *Perpolita hammonis* (30), *Fruticicola fruticum* (3), *Arianta*	3 (14,3)	49 (11,3)

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
arbustorum (14), *Fruticicola fruticum* vel *Arianta arbustorum* (8 Splitter von 2 Individuen)		
W(H): *Semilimax semilimax* (1), Vitrinidae, cf. *Semilimax semilimax* (6)	1 (4,8)	7 (1,7)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (6)	1 (4,8)	6 (1,4)
„Offenland“		
O(Of): *Columella columella* (6)	1 (4,8)	6 (1,4)
O(Ws): *Vallonia costata costata* (119)	1 (4,8)	119 (27,5)
O (XS): *Pupilla* sp. (*muscorum*-Gruppe; 3)	1 (4,8)	3 (0,7)
O(H): *Vallonia pulchella* (4)	1 (4,8)	4 (0,9)
„Mesophile Standorte“		
M: *Vitrina pellucida* (6), *Trochulus hispidus* (46)	2 (9,5)	52 (12,0)
M(W): *Punctum pygmaeum* (16)	1 (4,8)	16 (3,7)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, <6 mm; 6 Individuen von 2 Arten)	2 (9,5)	6 (1,4)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (58)	1 (4,8)	58 (13,4)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (12)	1 (4,8)	12 (2,8)
Gesamt	21	433

Den vorigen Gemeinschaften entsprechend.

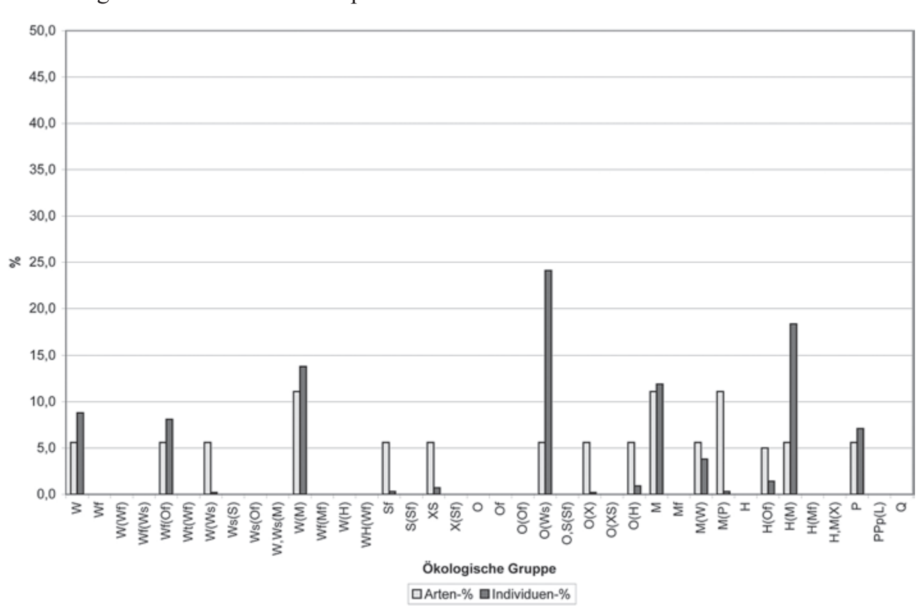


Abb. 13: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 8iS2.

Tab. 10: 8iS2. – Abb. 13. Substratmenge: <1 l. Splitter, nicht mehr getrennt: 2000–3000, einzelne angekohlt; vorherrschend *Arianta arbustorum*, *Cochlicopa lubrica*, *Discus ruderatus*, *Vallonia costata.* Bemerkungen: ausgeprägte Skulptur bei *Vallonia pulchella*; optimale metrische Dimensionen bei *Euconulus praticola*, *Cochlicopa lubrica*; überwiegend inadulte Individuen bei *Cochlicopa lubrica*, *Perpolita hammonis.*

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Discus ruderatus* (51)	1 (5,6)	51 (8,8)
Wf(Of): *Abida secale* (47)	1 (5,6)	47 (8,1)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (1)	1 (5,6)	1 (0,2)
W(M): *Perpolita hammonis* (70), *Arianta arbustorum* (10)	2 (11,1)	80 (13,8)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (2)	1 (5,6)	2 (0,3)
XS: *Pupilla bigranata* (4; die Apices unsicher)	1 (5,6)	4 (0,7)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (140)	1 (5,6)	140 (24,1)
O(X): *Vallonia excentrica* (1)	1 (5,6)	1 (0,2)
O(H): *Vallonia pulchella* (5)	1 (5,6)	5 (0,9)
„Mesophile Standorte“		
M: *Vitrina pellucida* (2), *Trochulus hispidus* (62)	2 (11,1)	69 (11,9)
M(W): *Punctum pygmaeum* (22)	1 (5,6)	22 (3,8)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, 2–3,5 mm L; 2 von 2 Arten)	2 (11,1)	2 (0,3)
„Feuchtbiotope“		
H(Of): *Columella* sp. (8)	1 (5,6)	8 (1,4)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (107)	1 (5,6)	107 (18,4)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (41)	1 (5,6)	41 (7,1)
Gesamt	18	580

Den vorigen Thanatocoenosen entsprechend.

Zu *Pupilla bigranata* siehe KLEMM (1974: 166, Karte 40), auch FECHTER & FALKNER (1989: 148), die sie als eigene Art mit gegenwärtig südwesteuropäischer Verbreitung ansehen. Heute erreicht sie Österreich nur im äußersten Südwesten (vereinzelte Fundpunkte in Kärnten und Osttirol). Die Untersuchung pleistozäner Thanatocoenosen verschiedener österreichischer Fundstellen durch die Autorin hat jedoch gezeigt, dass die Art zumindest im Jungpleistozän in Rasengesellschaften wesentlich verbreiteter war als heute (FRANK 2006: 220–224, Karte 96). Die in der Literatur gegebenen Diagnosen: „… sie ist eine *muscorum* im kleinen“ (GEYER 1927 zit. ex KLEMM 1974: 165), und „verkleinerte Ausgabe von *P. muscorum* mit etwas gewölbteren Umgängen; Gaumenzähnchen meist mit einer sehr starken Gaumenschwiele verschmolzen“ (FECHTER & FALKNER 1989) sind eindeutig und schließen Verwechslungen mit *P. triplicata* (S. STUDER 1820) und *P. sterrii* (VOITH 1840) aus.

Tab. 11: 9iT1T2. – Abb. 14. Substratmenge: <1 l. Splitter, nicht mehr getrennt: 500–1000, meist *Arianta arbustorum*, *Cochlicopa lubrica*.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Discus ruderatus* (24), *Aegopinella nitens* (1)	2 (11,8)	25 (20,3)
Wf(Of): Vertiginidae, nicht bestimmbar (1), *Abida secale* (8)	2 (11,8)	9 (7,3)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (1)	1 (5,9)	1 (0,8)
W(M): *Perpolita hammonis* (5), *Arianta arbustorum* (10)	2 (11,8)	15 (12,2)
W(H): *Semilimax semilimax* (8), *Petasina unidentata* (4)	2 (11,8)	12 (9,7)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (3)	1 (5,9)	3 (2,4)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (24)	1 (5,9)	24 (19,5)
O(H): *Vallonia pulchella* (7)	1 (5,9)	7 (5,7)
„Mesophile Standorte“		
M: *Vitrina pellucida* (1)	1 (5,9)	1 (0,8)
M(W): *Punctum pygmaeum* (3)	1 (5,9)	3 (2,4)
„Feuchtbiotope“		
H(Of): *Columella* sp. (1)	1 (5,9)	1 (0,8)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (17)	1 (5,9)	17 (13,8)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (5)	1 (5,9)	5 (4,1)
Gesamt	17	123

Den vorigen Gemeinschaften entsprechend.

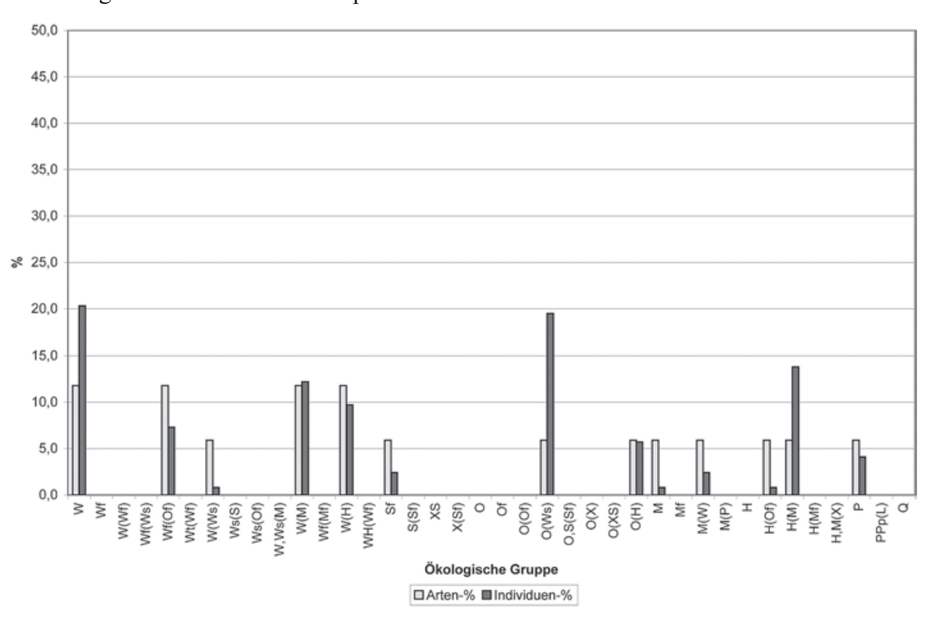


Abb. 14: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9iT1T2.

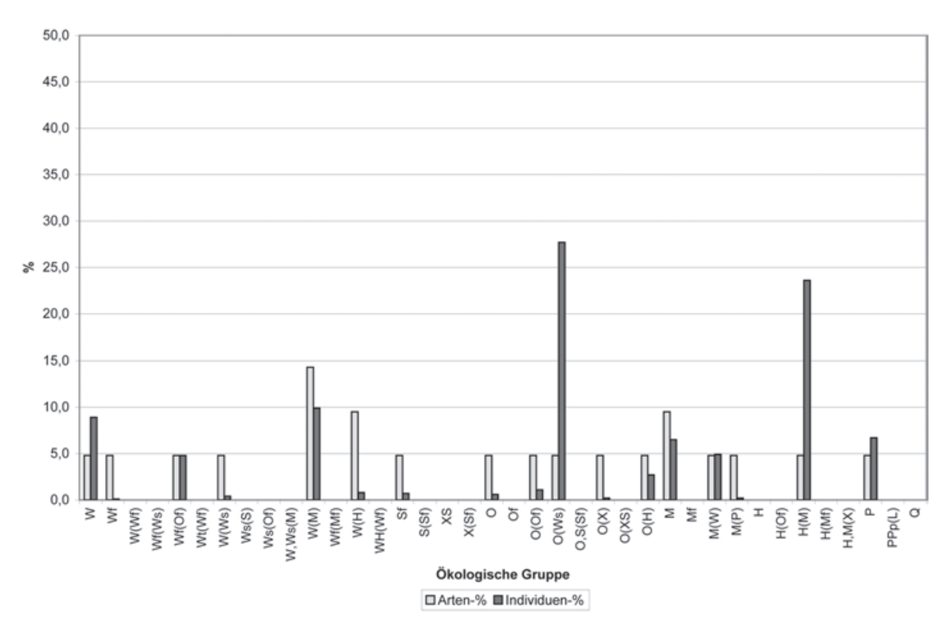


Abb. 15: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9i(1)U1.

Tab. 12: 9i(1)U1. – Abb. 15. Substratmenge: <1 l. Beifunde: 1 Kleinsäugerzahn, Regenwurm-Kalkkonkremente (1). Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 5000, einzelne angekohlt; vorherrschend *Cochlicopa lubrica*, *Discus ruderatus*, *Vallonia costata*, *Arianta arbustorum*, *Trochulus hispidus*. Bemerkungen: vorherrschend inadulte Individuen bei *Cochlicopa lubrica*, *Vallonia costata*, *Discus ruderatus*, *Trochulus hispidus*.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Discus ruderatus* (73)	1 (4,8)	73 (8,9)
Wf: *Clausilia dubia* (1)	1 (4,8)	1 (0,1)
Wf(Of): *Abida secale* (39)	1 (4,8)	39 (4,8)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (3)	1 (4,8)	3 (0,4)
W(M): *Perpolita hammonis* (62), *Limacoidea* (Schälchen, 4 mm L:2,5 mm B; gelblich, rau; 1), *Arianta arbustorum* (18)	3 (14,3)	81 (9,9)
W(H): *Vertigo substriata* (1), *Semilimax semilimax* (6)	2 (9,5)	7 (0,8)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (6)	1 (4,8)	6 (0,7)
„Offenland“		
O: *Pupilla* cf. *muscorum* (5)	1 (4,8)	5 (0,6)
O(Of): *Columella columella* (9)	1 (4,8)	9 (1,1)
O(Ws): *Vallonia costata costata* (226)	1 (4,8)	226 (27,7)
O(X): *Vallonia excentrica* (2)	1 (4,8)	2 (0,2)
O(H): *Vallonia pulchella* (22)	1 (4,8)	22 (2,7)
„Mesophile Standorte“		
M: *Vitrina pellucida* (3), *Trochulus hispidus* (50)	2 (9,5)	53 (6,5)
M(W): *Punctum pygmaeum* (40)	1 (4,8)	40 (4,9)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, etwa 1 mm L, transparent, relativ glatt; 2 Individuen von einer Art)	1 (4,8)	2 (0,2)

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (193)	1 (4,8)	193 (23,6)
„Nassbiotope"		
P: *Euconulus alderi* (55)	1 (4,8)	55 (6,7)
Gesamt	21	817

Den vorigen Gemeinschaften entsprechend.

Vertigo substriata war im Präboreal und Boreal weit in West- und Mitteleuropa verbreitet und erreichte auch Südschweden. Während des Atlantikums reichte sie bis Nordengland und Nordskandinavien, doch offenbar nicht über den Polarkreis hinaus. Nach dem Ende des Subboreals verschwand sie nur aus Nordfrankreich. Heute hat sie eine weite boreoalpine Verbreitung; sie tritt verstreut in Deutschland, den Niederlanden, Belgien, Ostfrankreich, der Schweiz, Österreich, Polen, der ehemaligen ČSFR und Nordungarn auf. Aufgrund ihrer weiten Verbreitung im Frühholozän hat sie nur geringen chronologisch-klimatologischen Indikatorwert (LIMONDIN 1992). Zur quartären Verbreitung siehe auch LOŽEK (1964: 294) und FRANK (2006: 286–288; Karte 121); zur Ökologie im Fundgebiet vgl. Anm. 13: rezente Fauna.

Tab. 13, siehe Anhang 2, S. 211

Dieser Komplex zeigt eine stärkere standörtliche Differenzierung, d. h. ausgeprägtere horizontale und vertikale Gliederung der Vegetation. Doch sind die Gegebenheiten thermisch ungünstiger als bei den als präboreal eingestuften Einheiten (siehe dort), vor allem hinsichtlich der Artenspektren der Waldarten s. str. Hinsichtlich der Feuchtigkeitsbetonung besteht Vergleichbarkeit, auch in der noch relativ hohen Beteiligung von *Vallonia costata*.

Im Landschaftsbild wechseln feuchte bis lokal vernässte, kraut- und hochstaudenreiche Flächen, eher trockene, buschbestandene Rasenflächen sowie Gebüschformationen mit einzelnen Bäumen. Anspruchsvollere Vegetationskomponenten dürften weitgehend gefehlt haben. Kühl-gemäßigte, mittelfeuchte bis stärker feuchte Klimabedingungen sind anzunehmen.

Zeitliche Einstufung: wahrscheinlich Alleröd-Schwankung.

Alleröd-Schwankung (?)

Tab. 14: 20jH3, oranger Brandhorizont. Substratmenge: <1 l. Splitter, nicht mehr getrennt: 3.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W: *Aegopinella nitens* (1), *Causa holosericea* (2)	2 (22,2)	3 (27,3)
W(M): *Arianta arbustorum* (1)	1 (11,1)	1 (9,1)
W(H): *Clausiliidae*, cf. *Macrogastra* sp. (1), *Petasina unidentata* (1)	2 (22,2)	2 (18,2)
„Trockenbiotope"		
XS: *Pupilla bigranata* (1)	1 (11,1)	1 (9,1)
„Offenland"		
O(Ws): *Vallonia costata* (2)	1 (11,1)	2 (18,2)
O(H): *Vallonia pulchella* (1)	1 (11,1)	1 (9,1)
„Mesophile Standorte"		
M: *Vitrina pellucida* (1)	1 (11,1)	1 (9,1)
Gesamt		

Die Gemeinschaft ist arten- und individuenarm, enthält aber vor allem mit *Causa holosericea* eine hochanspruchsvolle wärme- und feuchtigkeitsbedürftige Art. Auch *Aegopinella nitens* und *Petasina unidentata* sowie die Clausilie, vermutlich eine *Macrogastra*-Art, sind thermo- und hygrophile Elemente. Gebüsche und anspruchslose Bäume (Coniferen) sind anzunehmen. Die übrigen Arten zeigen einerseits ausgedehnteres Grasland mit Trockenbüschen (*Pupilla bigranata*, *Vallonia costata*), andererseits feuchte bis mittelfeuchte, krautreiche Wiesen mit Hochstauden an (*Vallonia pulchella*). *Vitrina pellucida* ist weitgehend euryök.

Die zeitliche Einstufung dieser Thanatocoenose ist etwas schwierig. Sie zeigt eindeutig Übergangscharakter und könnte dem Wechsel von der Alleröd-Schwankung in die Jüngere Dryaszeit entsprechen; verbunden mit einer Abkühlung des Klimas und mittleren Feuchtigkeitsverhältnissen. Doch müssen die Bedingungen für die genannten anspruchsvollen Arten noch ausreichend gewesen sein. Fazielle Unterschiede zu den als jünger dryaszeitlich angesprochenen Gemeinschaften bestehen (bei der obigen ein relativ höherer Individuenanteil der Waldarten s. str. an der Gesamtgemeinschaft, geringere Beteiligung der Gruppe „W(M)"; bei beiden ein zumindest gleich hoher Anteil der Gruppe „W(H)"; höhere Beteiligung der mesophilen und feuchten Gruppen bei den letzteren; relativ höhere Individuenanteile an *Vallonia costata* bei den letzteren – bis 42,8 % der Gesamtindividuen; siehe später).

Tab. 15: 20jVerf.12. Substratmenge: <1 l.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W(M): *Arianta arbustorum* (1)	1 (50,0)	1 (50,0)
„Feuchtbiotope"		
H,M(X): *Cochlicopa* sp. (1)	1 (50,0)	1 (50,0)
Gesamt	2	2

Die geringe Arten- und Individuenzahl sowie die relativ breite ökologische Valenz der beiden Arten erlauben keine nähere Aussage bezüglich Klima oder gar zeitlicher Einstufung. Lediglich die Annahmen „mittelfeucht" sowie „wahrscheinlich kraut- und hochstaudenreiches Habitat" können vorsichtig angesprochen werden.

Nach KAISER (1993: 175–176) ist das Ende der Alleröd-Schwankung im Dättnau (WSW von Winterthur, Schweiz) um 10.900–10.850 a BP anzusetzen. Siehe auch LANG (1994: 87, 88, Tab. 4.1–6): Alleröd (Stufe II nach FIRBAS 1949, 1954; Mittlere subarktische Zeit): 12.000 (– 300)–11.000 a BP. Für die Chronozone Alleröd (Pollenzone II, Koten 480.20 bis 483.50 m, Proben 60–24) sprechen die Befunde aus dem Dättnau für eine durchgehende Bewaldung, die eventuell schon seit dem Bölling andauerte, aber spätestens mit der Alleröd-Chronologie 1, kurz vor 11.900 a BP, begann, und um 10.850 a BP abrupt an der Wende zur Jüngeren Dryas endete (KAISER 1993: 180). Die durchschnittliche Dauer dieser Schwankung wird mit ca. 1060 Jahren (1050–1100) angenommen. Der Anstieg des Meeresspiegels verlangsamte sich während dieser Zeit; er erreichte um 11.000 a BP ein Minimum und blieb bis 10.500 a BP gering. Diesen Daten entsprechen die δ D-Befunde an fossilem Holz und die $\delta\ ^{18}O$-Kurve. Um 11.000 erfolgte ein letzter deutlicher Anstieg der Isotopenkurve, bevor sie mit dem Beginn der Jüngeren Dryas markant abfällt. – Paläobotanik: *Pinus* ist prägend im Verhältnis von Baum- zu Nichtbaumpollen bis auf die Kote von 484,20 m (= Tiefe von 4,70 m); ein Rückgang des

Pinus-Pollens erfolgt mit Verzögerung auf die Baumfunde (KAISER 1993: 47, Abb. 7, Allerödzeitliche Vegetation).

Der Übergang vom Bölling vollzog sich nicht abrupt, etwa ab Probe 56 entwickelte sich die Molluskenfauna nach und nach zu ihrer größten Vielfalt (zwischen Probe 53 und 26 die umfangreichsten Populationen). In der ganzen Chronozone sind autochthone Waldarten ziemlich durchgehend vertreten; die thermophilen Vallonien breiten sich aus. Das Klima war feucht (*Carychium minimum*, *Vertigo substriata*, *Succinella oblonga*), oder der Talgrund ist überschwemmt worden (*Galba truncatula*, *Radix peregra*, *Anisus septemgyratus*, *Gyraulus laevis*, *G. crista*; KAISER 1993: 49, 51, Abb. 7).

Im zweiten Abschnitt dieser Phase tritt die petrophile *Chondrina avenacea* zurück; die Vegetation breitete sich offenbar hangwärts aus, doch die Hänge selbst dürften felsig-kahl geblieben sein. Zum Ende der Phase hin verschwanden nach und nach die Wärme- und Feuchtigkeitszeiger: *Carychium minimum* (ab Probe 35; fällt im $\delta\,^{18}O$-Profil mit dem Gipfelpunkt der Gerzensee-Schwankung zusammen), *Vertigo substriata* (ab Probe 27), *Ena montana* (ab Probe 26). *Discus ruderatus* und *Eucobresia* sp. (*nivalis/pegorarii/glacialis*) blieben bis Probe 22.

Die $\delta\,^{18}O$-Kurve zeigt zwischen Probe 25 und 23 einen deutlichen Abfall, der die obere Begrenzung des Alleröds und den Übergang in die Jüngere Dryas markiert (zwischen Kote 483,40 und 483,60 m). Auf dieser Höhe enden am östlichen Grubenrand die Baumfunde (mit K-306, Alleröd-Chronologie 3). Bei Kote 484,8 gehen die Baumpollen von 90 auf 60 % zurück.

Paläobotanik (KAISER 1993: 56, fig. 21):

Alleröd 1: *Betula*, *Pinus*, Gramineae, *Dryopteris*, *Sphagnum*;

Alleröd 2: *Betula*, *Pinus*, *Sphagnum*, *Dryopteris*, Cyperaceae;

Alleröd 3: *Betula*, *Pinus*, *Dryopteris*, Cyperaceae.

Phase 1: Wärmer, feucht, manchmal nass; *Succinella oblonga*, *Vertigo substriata*, *Carychium minimum*, *Anisus septemgyratus*, *Galba truncatula*.

Phase 2, 3: Bewaldet (*Ena montana*, *Discus ruderatus*, *Eucobresia nivalis*/*pegorarii*/*glacialis*), weniger warm, aber mehr feucht.

Siehe dazu auch KAISER (1994), KAISER & EICHER (1987).

Von der Fundstelle Wylermoos (Belpberg, Berner Gebiet, Schweiz; 0,95 m bis 0,66 m Tiefe, Pollenzone II) liegen die folgenden Befunde vor: In 0,95 m Tiefe zeigt sich eine Zunahme des Birkenpollens; in den nächsten 5 cm beginnt die Dominanz des Föhrenpollens, die bei 0,70 m Tiefe vorübergehend gegenüber dem Birkenpollen zurückbleibt (= kurz vor dem Ende der Alleröd-Schwankung). Der Wechsel in die Jüngere Dryas erfolgt zwischen 0,675 und 0,60 m und ist durch die $\delta\,^{18}O$-Kurve gut dokumentiert (KAISER 1993: 61). Besonders *Valvata piscinalis* und *Lymnaea stagnalis* treten in größeren Zahlen auf, gehen aber gegen Ende der Phase deutlich zurück. Sie sprechen ebenso wie die Pisidien (indet.) auf eine negative Temperaturabweichung, die Gerzensee-schwankung an, die im Seekreideprofil erkennbar ist (KAISER 1993: 64).

Nach LIMONDIN (1995: 694–695) sind allerödzeitliche Faunen in Frankreich noch wenig bekannt, in England dagegen gibt es besser untersuchte Abfolgen (Pitstone, Kent; Faunen des „Alleröd-soil“ = „zone z“ zeigen höhere Diversitäten als die der vorangehenden Zone „y“). Im Somme-Tal in Nordfrankreich wurde bei äquivalenten Faunen ein ähnli-

cher Anstieg in der Diversität festgestellt, obwohl die Anzahl der neu hinzutretenden Taxa etwas geringer ist als bei den englischen Faunen.

LOŽEK (1993: 256, Tab. 1) führt für das „Late Glacial (Weichselian)“, 12.000 a BC folgende Parameter an: Art- und Habitatdiversität deutlich ansteigend; Kältesteppen, mesophiles Grasland, Taigas und Feuchtbiotope. Mäßige Erwärmung und Feuchtigkeitszunahme; Klimaschwankungen.

Im Spätglazial waren feuchte Standorte viel weiter verbreitet als im Vollglazial; Arten mit höherer Hygrophilie traten in größeren Populationen auf (*Arianta arbustorum*, *Vitrea crystallina*, *Perpolita hammonis*, *Discus ruderatus* mit der ersten Phase der „*Ruderatus*“-Faunen). In trockeneren Lagen bestanden Steppengemeinschaften mit *Pupilla triplicata*, *Helicopsis striata* und der mehr euryöken *Vallonia costata*.

Scheinbar im späten Alleröd einziehende Elemente mit etwas höheren Ansprüchen zeigen den Holozänbeginn an (*Fruticicola fruticum*, *Euomphalia strigella*, *Vertigo pusilla*, *Carychium tridentatum*; LOŽEK 1982: 19).

Nach RÄHLE (1983b: 29-32) führen die jungpaläolithischen Horizonte IIIa und IIF7 der Grabung Helga-Abri bei Schelklingen neben Felsbewohnern (mehr als 65 % der Individuen), Ubiquisten (*Perpolita hammonis*, Limacidae, *Euconulus fulvus*, *Trochulus hispidus* u. a.; siehe Tab. auf p. 30–31) und schattenliebende Arten (14 % der Individuen; *Discus rotundatus*, *Clausilia dubia*, *Trochulus striolata*).

Thermisch besonders anspruchsvolle Arten fehlen noch; selten treten anspruchsvollere Pioniere wie *Aegopinella pura*, *Ena montana*, *Cochlodina laminata*, *Monachoides incarnatus*, *Cepaea hortensis* auf, in Horizont IIF7 noch *Aegopinella nitens*, *Macrogastra plicatula*, *Helicodonta obvoluta*. Einige davon sind dendrophil (*Discus ruderatus*, *Ena montana*, *Macrogastra plicatula*, *Helicodonta obvoluta*, *Cochlodina laminata*). Als wichtiges Leitelement ist die heute in der Schwäbischen Alb nicht mehr vorkommende *Eucobresia nivalis* anzuführen, die in früh- und spätglazialen Faunen dieses Gebietes charakteristisch ist (heute alpin-karpatisch verbreitet).

Die Faunen dieser Horizonte sind in eine spätglaziale Wiederbewaldungsphase zu stellen. Es gibt laut RÄHLE (1983b) Parallelen zu den Faunen vom Zigeunerfels bei Sigmaringen und vom Felsställe bei Mühlen. Der Autor ist der Ansicht, dass diese beiden Horizonte die Allerödschwankung mitumfassen.

Beifunde sind Reh und viel Holzkohle (*Pinus*).

Nach der NW-europäischen Gliederung ist das Ende der jüngeren Dryas bei 10.200 a BP anzusetzen. In den Komplexen F, E, D vom Euerwanger Bühl ist in der älteren Hälfte des 10. Jahrtausends BP der Faunenwandel schon abgeschlossen. KÖNIGSWALD & RÄHLE (1975: 176–179) stellen zur Diskussion, ob diese holozän geprägten Faunen nicht früher, etwa in der vorausgehenden Allerödschwankung, eingewandert sein könnten.

In den Komplexen R und A2 wurden typische „*Discus ruderatus*“-Faunen gefunden; vergesellschaftet mit *Perpolita petronella*. Diese beiden Arten waren im Altholozän Süddeutschlands offenbar sehr verbreitet und haben sich erst im Mittelholozän infolge der Klimaveränderung in die Gebirgslagen zurückgezogen.

Komplex A1 dürfte nicht viel jünger als A2 sein. Der Rückgang der altholozänen „*Discus ruderatus*“-Fauna scheint früher als bisher angenommen erfolgt zu sein (s. oben), obwohl die Gastropodenfaunen sehr lokale Verhältnisse repräsentieren und von einer Fundstelle nicht auf allgemeingültige Veränderungen geschlossen werden sollte.

Ein weiteres Beispiel ist das Felsställe bei Mühlen, Stadt Ehingen (Alb-Donau-Kreis, RÄHLE 1987a: 269–271, Tab. 1): GH4 (der unterste gegrabene Horizont) enthielt eine artenarme, vorwiegend aus Indifferenten zusammengesetzte Fauna, wie sie für kaltzeitliche Verhältnisse bezeichnend ist.

Im unteren Profilabschnitt GH4-2b überwiegen die Offenlandarten (Abb. 1B in der genannten Arbeit), vor allem *Pupilla sterrii*, *Vallonia costata*, *V. pulchella*; die schattenliebenden Arten treten stark zurück. Erst in GH3a treten mehr baumgebundene Arten (*Paracochlodina orthostoma*, *Helicodonta obvoluta*) auf, in GH2b noch *Macrogastra attenuata lineolata*, *Isognomostoma isognomostomos*.

Der Wechsel von einem offenen Lebensraum, vielleicht mit Einzelgebüschen, zu einem lichten Waldbestand ist hier angedeutet.

Im unteren Profilabschnitt sind drei Einwanderungswellen der warmzeitlichen Arten dokumentierbar: In GH3b – *Aegopinella pura*, *Ena montana*, *Cochlodina laminata*, *Macrogastra plicatula* als Pionierelemente; in GH3a empfindliche Arten wie *Acanthinula aculeata*, *Paracochlodina orthostoma*, *Helicodonta obvoluta*, und in GH2b *Macrogastra attenuata lineolata*, *Isognomostoma isognomostomos*. In GH3b sind etwa 30 %, in GH3a etwa 55 % der im Gebiet vorkommenden Holozänarten da; voll etabliert sind sie ab GH2b (= hier wäre die Holozänbasis zu vermuten).

GH3b als älteste Zuwanderungsphase wird von RÄHLE (1987a: 270, Tab. 2, Abb. 1A) mit dem Bölling-, GH3a mit dem Alleröd-Interstadial (beiden entsprechen die Befunde von STORCH [1987: 276] hinsichtlich der Kleinsäuger) korreliert. Das Vorkommen von *Jaminia quadridens* im ersteren ist ein Hinweis für relativ hohe Sommertemperaturen; sie ist im Gebiet der Schwäbischen Alb auch in anderen altholozänen Faunen gefunden worden. Heute scheint sie dort zu fehlen.

Auch die archäologische Datierung stimmt gut überein: Im oberen Teil der Schicht wurden viele Magdalénien-Artefakte festgestellt, die ^{14}C-Datierungen sprechen für Ende Bölling/Ältere Dryas. Dieser Horizont ist also etwas jünger als die durch Mollusken, Säugetiere und Vegetation indizierte Wärmephase.

Erstmals stärker waldgebundene Arten in GH3a sprechen für eine zunehmende Bewaldung, die in diesem Gebiet im Alleröd eingesetzt hat und während der Jüngeren Dryas offenbar keine wesentlichen Einbußen erlitten hat. Hier treten auch *Discus ruderatus*, *Aegopinella nitens* erstmals auf, *Cochlodina laminata* und *Macrogastra plicatula* nehmen zu. Parallelen gibt zu anderen allerödzeitlichen Faunen (Schicht E vom Zigeunerfels bei Sigmaringen, Burghöhle Dietfurt, Geißen-Klösterle bei Blaubeuren), auch im Auftreten von Wasserbewohnern und der sehr hygrophilen *Perpolita petronella*.

HORÁČEK & LOŽEK (1988: 98) trennen Alleröd („warming, expansion of woodland“) und Ältere Dryas („cooling“) nicht voneinander ab; etwa 10.000–9000 a BC. „In dry habitats: *Helicopsis striata*, *Pupilla triplicata*, *P. muscorum*, *P. sterrii*, *Vallonia tenuilabris* and abundantly *V. costata*. In moist habitats *Columella columella* associated with *Vertigo genesii* and *geyeri*. Locally *Arianta arbustorum* in high amounts.“ – „*Dicrostonyx* disappears in the Carpathian Basin, *Citellus* in decline.“ (Allerød). – „Regular incidence of *Microtus oeconomus*, *Arvicola terrestris*, *Sicista* cf. *subtilis*, *Crocidura* spp., *Cricetus cricetus*. (Older Dryas).“

Diese Vergleichsfaunen entsprechen den obig dargestellten aus dem Abri von Elsbethen sehr gut: Relativ geringe individuenmäßige Beteiligung der Waldarten, stetige Präsenz

von *Discus ruderatus*, hohe Beteiligung von *Vallonia costata*; *Arianta arbustorum* ist immer enthalten, meist in höheren Zahlen. Nicht zuletzt sprechen auch die absoluten Daten von 11.620 ± 145 a BP bzw. 11.130 ± 125 a BP für die vorgenommene zeitliche Einstufung.

5.2.3. Jüngere Dryaszeit

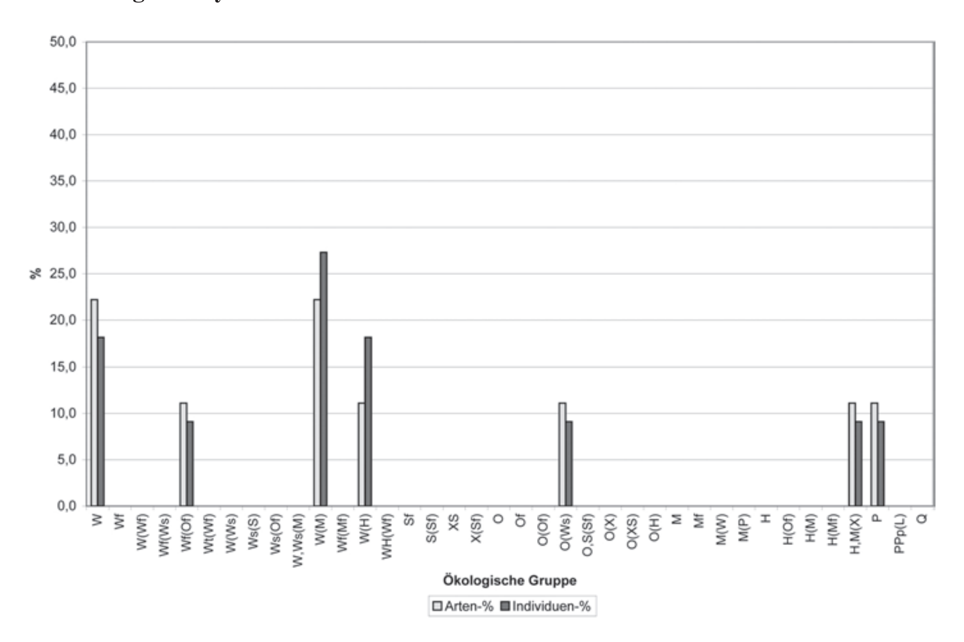


Abb. 16: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 8hP1.
Tab. 16: 8hP1. – Abb. 16. Substratmenge: ca. 1 l. Beifunde: kleine Knochenreste, teilweise angekohlt. Splitter, nicht mehr getrennt: 5.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Discus ruderatus* (1), *Aegopinella nitens* (1)	2 (22,2)	2 (18,2)
Wf(Of): *Abida secale* (1)	1 (11,1)	1 (9,1)
W(M): *Perpolita hammonis* (1), *Arianta arbustorum* (2)	2 (22,2)	3 (27,3)
W(H): *Petasina unidentata* (2)	1 (11,1)	2 (18,2)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (1)	1 (11,1)	1 (9,1)
„Feuchtbiotope“		
H,M(X): *Cochlicopa* sp. (1, Embryonalschale)	1 (11,1)	1 (9,1)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (1)	1 (11,1)	1 (9,1)
Gesamt	9	11

Die Gemeinschaft ist arten- und individuenarm und besteht im wesentlichen aus thermisch wenig anspruchsvollen Arten. Vorherrschend dürften mesophile Gebüschformationen gewesen sein, dazu einzelne Bäume und Baumgruppen. Größere zusammenhängende Waldflächen sind aus dem Artenbild nicht ableitbar. Offene und halboffene Wiesen- und Rasenflächen dürften landschaftsbestimmend gewesen sein, wobei der

mittelfeuchte bis feuchte Typus wahrscheinlich stärker vertreten war, mit großblättrigen Kräutern und Hochstauden.

Klimacharakter: kühl, mittelfeucht.

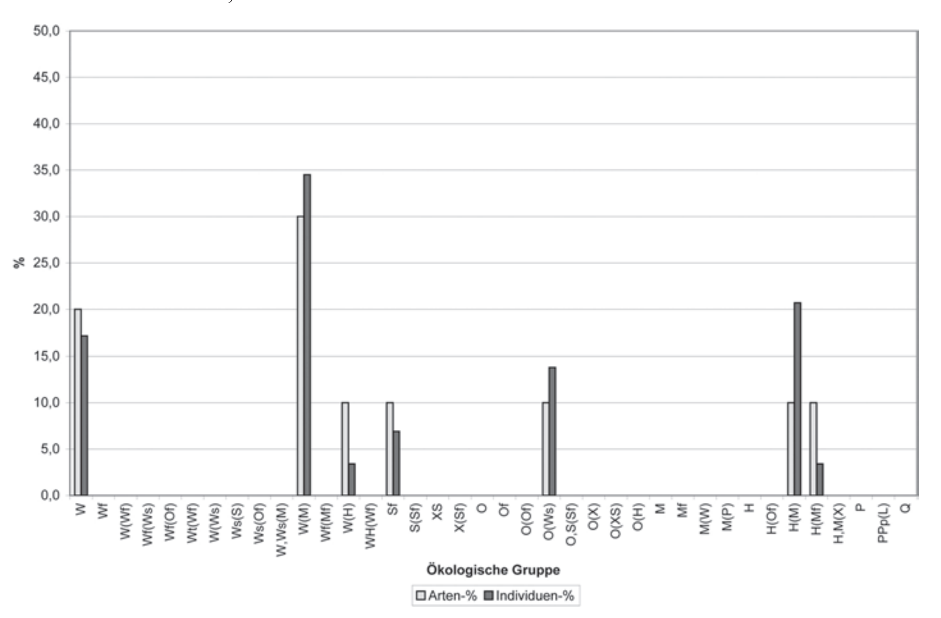


Abb. 17: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9jR2.

Tab. 17: 9jR2. – Abb. 17. Substratmenge: <1 l. Beifunde: 1 Zahn (Kleinsäuger). Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 25 (korrodiert).

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Discus ruderatus* (2), *Aegopinella nitens* (3)	2 (20,0)	5 (17,2)
W(M): cf. *Vitrea crystallina* (1), *Perpolita hammonis* (6), *Arianta arbustorum* (3)	3 (20,0)	10 (34,5)
W(H): *Petasina unidentata* (1)	1 (10,0)	1 (3,4)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (2)	1 (10,0)	2 (6,9)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata* (4)	1 (10,0)	4 (13,8)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (6)	1 (10,0)	6 (20,7)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (1)	1 (10,0)	1 (3,4)
Gesamt	10	29

Die Gemeinschaft entspricht im wesentlichen der vorigen, der mesophile Charakter erscheint etwas ausgeprägter (Individuenanteile der Gruppen „W(M)“: 34,5 % u. „H(M)“: 20,7 %).

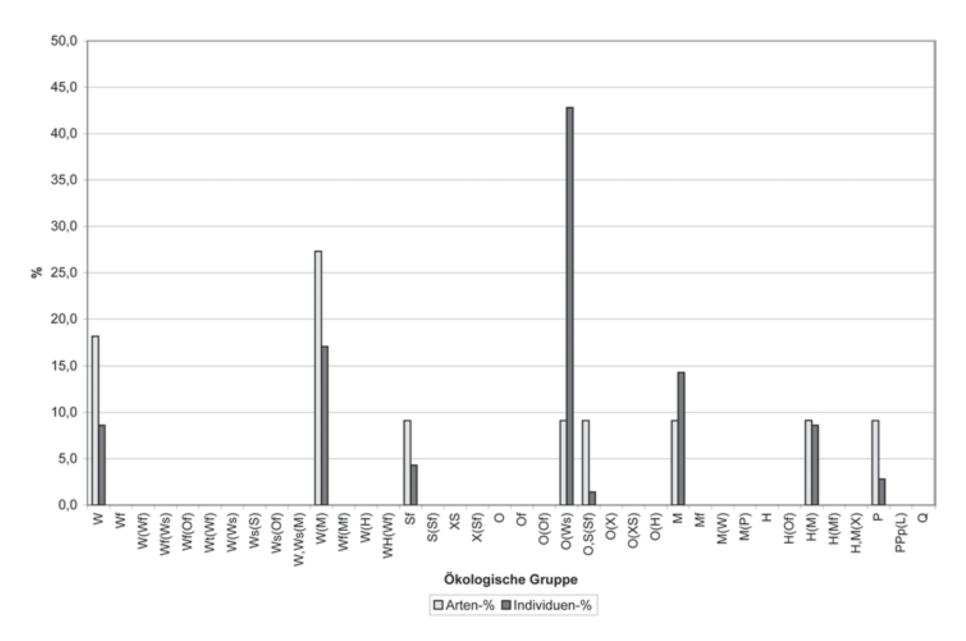


Abb. 18: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9hP1P2.

Tab. 18: 9hP1P2. – Abb. 18. Substratmenge: <1 l. Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 20. Bemerkungen: optimale Ausbildung von *Vallonia costata.*

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Macrogastra* cf. *plicatula* (1), *Discus ruderatus* (3)	2 (18,2)	6 (8,6)
W(M): cf. *Vitrea crystallina* (1), *Perpolita hammonis* (7), *Arianta arbustorum* (4)	3 (27,3)	12 (17,1)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (3)	1 (9,1)	3 (4,3)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (30)	1 (9,1)	30 (42,8)
O,S(Sf): *Pupilla* sp. (1 Apex)	1 (9,1)	1 (1,4)
„Mesophile Standorte“		
M: *Trochulus hispidus* (10)	1 (9,1)	10 (14,3)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (6)	1 (9,1)	6 (8,6)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus* cf. *praticola* (2)	1 (9,1)	2 (2,8)
Gesamt	11	70

Im wesentlichen den beiden vorigen Thanatocoenosen entsprechend, doch ist mit *Macrogastra* cf. *plicatula* ein anspruchsvolles Element enthalten: Zur Ökologie dieser Art im Fundgebiet siehe Anm. 21, rezente Fauna. *Vallonia costata* ist die individuenmäßig beherrschende Art (42,8 %). Das deutet auf ausgedehntere trockene, teilweise buschbestandene Flächen hin, die größere Areale eingenommen haben als die mittelfeuchten, krautbewachsenen.

Tab. 19: Sammeltabelle der ökologischen Gruppen.

	8hP1		9jR2		9hP1P2	
	A (%)	I (%)	A (%)	I (%)	A (%)	I (%)
W	2 (22,2)	2 (18,2)	2 (20,0)	5 (17,2)	2 (18,2)	6 (8,6)
Wf(Of)	1 (11,1)	1 (9,1)	-	-	-	-
W(M)	2 (22,2)	3 (27,3)	3 (30,0)	10 (34,5)	3 (27,3)	12 (17,1)
W(H)	1 (11,1)	2 (18,2)	1 (10,0)	1 (3,4)	-	-
Sf	-	-	1 (10,0)	2 (6,9)	1 (9,1)	3 (4,3)
O(Ws)	1 (11,1)	1 (9,1)	1 (10,0)	4 (13,8)	1 (9,1)	30 (42,8)
O,S(Sf)	-	-	-	-	1 (9,1)	1 (1,4)
M	-	-	-	-	1 (9,1)	10 (14,3)
H(M)	-	-	1 (10,0)	6 (20,7)	1 (9,1)	6 (8,6)
H(Mf)	-	-	1 (10,0)	1 (3,4)	-	-
H,M(X)	1 (11,1)	1 (9,1)	-	-	-	-
P	1 (11,1)	1 (9,1)	-	-	1 (9,1)	2 (2,8)

Obwohl fazielle Unterschiede zwischen den Gemeinschaften aus 8hP1, 9jR2 und 9hP1P2 bestehen, ist ihre Indikation vergleichbar: keine geschlossene, ausgedehntere Bewaldung, sondern Gebüsche mit Einzelbäumen, auch Baumgruppen (wahrscheinlich hauptsächlich Coniferen); große offene bis halboffene Lebensräume, die teils trockene, heideartige, teils mittelfeuchte bis stärker feuchte Prägung zeigten. Das Klima dürfte kühl und mittelfeucht gewesen sein.

Zeitliche Einstufung: wahrscheinlich sehr frühes Holozän, Jüngere Dryaszeit.

KAISER (1993: 175–176, 187, Fig. 95): Vom Profil Dättnau (WSW von Winterthur; Pollenzone III, Koten 484,20 bis 486 m, bzw. 483,5 m, Proben 23–5), das mit dem Hochglazial beginnt, liegen zahlreiche Daten vor. Die zeitliche Dauer der Jüngeren Dryas wird dort mit 550–690 ^{14}C-Jahren angesetzt. Die Befunde über diese Phase sind jedoch spärlich. Der Beginn der Chronozone Jüngere Dryas wird im Dättnau mit 10.850 a BP angesetzt, ihr Ende mit 10.300 a BP (Krankenheim Wiedikon, Zürich), bzw. mit 10.220 a BP (Birmensdorf). Sie erstreckte sich über mindestens 400 bzw. höchstens 800 Jahre; gestützt sind diese Angaben auf den in Alleröd und Präboreal im Lehm festgestellten Sedimentationsraten. Wenn diese hoch sind, was dort wahrscheinlich ist, wäre die Dauer 400 Jahre (darin besteht gute Übereinstimmung mit Holzmaar, Deutschland); geringere Raten würden eine Annäherung an ^{14}C-Werte in der schwedischen Warvenchronologie (800 ± 150 Jahre), den Rotsee (Schweiz, 750–800 Jahre) und Barbados bedeuten; Angaben vom Soppensee: 684 ± 22 Warven; vom Gosciaz-See in Zentralpolen: „nicht kürzer als 1200 Jahre“ (offenbar nicht relevant!).

Der Jüngeren Dryas ordnet DRAXLER (1987) die beiden folgenden Datierungen zu: ^{14}C: 10.230 ± 140 a BP (Moosalm) und ^{14}C: 10.160 ± 130 a BP (Ödenseemoor).

Siehe auch LANG (1994: 87, 88, 119, Tab. 4.1-6): Jüngere Dryaszeit (Stufe III nach FIRBAS (1949, 1954; Jüngere subarktische Zeit): 11.000–10.100 (+ 200) a BP. – Bis zu dieser Phase, in der noch Eisvorstöße angenommen werden, waren die Gletscher bereits auf relativ kleine Flächen in den höheren inneralpinen Lagen zurückgezogen.

Die Ursachen für die Klimaverschlechterung werden von manchen Autoren im Auslaufen des riesigen Schmelzwasserreservoirs des Lake Agassiz (NW des Oberen Sees) und einer generellen Umlenkung der Entwässerung vom Mississippi- auf das St. Lorenz- und Hudsonsystem gesehen: Der Nordatlantik wäre damit plötzlich von Schmelzwässern

bedeckt worden, die früher in den Golf von Mexico rannen. Das spezifisch leichtere Süßwasser bleibt oberflächlich und gefriert schneller als das Meerwasser; die ozeanische Tiefenwasserbildung wird dadurch unterbrochen. Dies hätte zur Klimaverschlechterung führen sollen (BROECKER et al. 1988, 1989; zit. ex KAISER 1993: 180–181). FAIRBANKS (1989, zit. ex KAISER 1993: 180–181) registriert für Barbados um 11.000 a BP eine geringe, und erst ab 10.500 a BP eine verstärkte Anhebung des Meeresspiegels. Die Feststellungen bezüglich des Two Creek-Events sprechen dafür, dass die Änderung der Schmelzwasserströme des amerikanischen Kontinents in Richtung Nordatlantik in mehr als einer Phase erfolgte; eine erste wird zwischen 12.000 und 11.800 a BP angenommen, während der Ausbreitung des Two Creek Forests in Wisconsin.

Diese Phase wird eingeleitet durch einen Abfall des *Pinus*- und einen Anstieg des Nichtbaumpollens zwischen Kote 484 und 484,40 m (Tiefen 4,90 bis 4,50 m). Die Anteile von *Pinus* bleiben um 50 % und darunter; *Juniperus* und *Artemisia* erscheinen wieder. Baumfunde fehlen; dies muss nicht völliges Aussterben des Waldes bedeuten, doch zumindest eine Verminderung der Bäume auf Buschform, oder Beschränkung des Waldes auf Refugien. Besonders in $\delta\ ^{18}O$ der Weichtierschalen ist der deutliche Kälterückschlag ersichtlich (KAISER & EICHER 1987; zit. ex. KAISER 1993: 47).

Am Beginn der Jüngeren Dryas kam es zu einem auffallenden Rückgang der Gastropoden-Gemeinschaften. Die im Alleröd bezeichnenden Arten verschwanden: *Galba truncatula* (Probe 21), ebenso die Waldarten (vermutlich durch Verbuschung der vertretenen Baumarten). Die Offenlandarten *Pupilla muscorum*, *Vallonia costata*, *V. „pulchella/excentrica“*, *Vallonia* sp. und Mesophile (*Clausilia dubia*, *Cochlicopa lubrica*, *Cochlicopa* sp., *Euconulus fulvus*, *Perpolita „hammonis/petronella“*, *Punctum pygmaeum*, *Trochulus plebeja*) waren die zahlenmäßig überwiegenden Elemente, dazu *Arianta arbustorum* und *Trochulus villosa*. Feuchtigkeits- bzw. Nässezeiger sowie Cyperaceen verschwanden weitgehend, d. h., das Klima wurde kurzfristig trockener und kälter. In Probe 9 traten als Einzelindividuen wieder *Discus ruderatus*, *Carychium minimum* und *Galba truncatula* auf. Im $\delta\ ^{18}O$-Verlauf manifestiert sich dieser Wechsel erst nach Probe 5; im Pollenprofil ist er etwa 0,50 m höher erkennbar als im Molluskenprofil. Nachgewiesen wurden *Betula*, *Pinus*, *Artemisia*, nur mesophile, anpassungsfähige Landschnecken; Vallonien, *Arianta arbustorum*, *Trochulus* spp. (KAISER 1993: 51, 56, Fig. 21); Klima: trocken, kalt.

In der Fundstelle Wylermoos (Belpberg, Berner Gebiet; Pollenzone III; 0,66 bis 0,40 m Tiefe) macht sich der Wechsel vom Alleröd scheinbar vor allem in der *Betula*-Kurve bemerkbar: Ihre Anteile fallen von 23 % auf unter 5 % am Ende des Alleröd; *Pinus* dominiert weiterhin. Bisher wurden aber weder an einer Schweizer noch an einer süddeutschen Fundstelle fossile Föhren aus dieser Zeit geborgen. Als Erklärung für die hohen Werte gäbe es die Möglichkeit der Umlagerung des *Pinus*Pollens, oder dass die Kiefern als anpassungsfähige Bäume während dieser Phase in Gebüschform weitergewachsen und wichtigste Vegetationskomponente geblieben sind. Andererseits könnte *Pinus* auf Refugialstandorte beschränkt gewesen sein. Keine Anzeichen des Überganges ins Präboreal sind im $\delta\ ^{18}O$ der Seekreide feststellbar (KAISER 1993: 61). Malakologie: Nur schwache Zunahme bei den Pisidien (indet.), doch *Radix ovata* und die seit der Gerzenseeschwankung auftretenden *Radix peregra* und *Bithynia tentaculata* sind begünstigt durch die veränderten Umweltgegebenheiten. *Valvata piscinalis piscinalis* und *Lymnaea*

stagnalis bestehen weiter; *Bathyomphalus contortus* und *Gyraulus crista* treten wieder auf (KAISER 1993: 64). – Siehe dazu auch KAISER & EICHER (1987).

LOŽEK (1982: 19) schreibt über diese Phase: „Die Jüngere Dryas-Zeit kommt in warmen Gebieten der CSFR kaum zum Ausdruck, wenigstens was die qualitative Zusammensetzung der Weichtierfauna anbelangt. Nur an einigen Fundstellen, z. B. in der Mažarná-Höhle (LOŽEK 1980), dürfte mit dieser Kältephase eine Verarmung der Bestände verknüpfbar sein."

Zu einem Wandel kommt es in der aquatischen Fauna der entsprechenden tschechoslowakischen Fundstellen, zum Teil auch in der feucht-terrestrischen (*Pisidium stewartii*, *P. lilljeborgii*, *P. obtusale*, *Gyraulus laevis*, *Valvata piscinalis alpestris*, *Vertigo genesii*).

In HORÁČEK & LOŽEK (1988: 97–98) ist über die Jüngere Dryas, –9000–8300 a BC, nachzulesen: „Tolerant open ground assemblages with *Discus ruderatus* and higher numbers of catholic elements as *Vitrea crystallina*, *Nesovitrea* (= *Perpolita*) *hammonis*, *Euconulus fulvus*, *Cochlicopa lubrica*; *Clausilia dubia* in hilly countries with solid bedrock." – „Slight increase in faunal diversity without dominance structure being changed. *Microtus arvalis* and *M. gregalis* approximately in equal number in SE regions, while the latter is rare or absent in Bohemia." – „Cooling".

LIMONDIN (1995: 695–696) berichtet, dass die generellen Charakteristika der Faunen der Jüngeren Dryas in Frankreich und England ähnlich seien, obwohl die relative Häufigkeit bestimmter Arten wechselnd ist. Weder erscheinen neue Taxa noch verschwinden welche aus dem Artenbild. Deutliche individuenmäßige Zunahmen werden bei *Trochulus hispidus* verzeichnet. Eine klare Trennung der allerödzeitlichen Faunen von jenen der Jüngeren Dryas sei nicht möglich, daher wurden dort in SO-England die Faunen beider Perioden in einer einzigen Molluskenzone („Z") zusammengefasst. Im Somme-Tal in Nordfrankreich können Faunen der Jüngeren Dryas-Zeit („S3", „*Trochulus-Succinea* assemblage zone"; minerogene Silte; LIMONDIN 1995: 688) von denen der Alleröd-Zeit („S2", „*Helicopsis striata* assemblage zone"; organischer Silt) unterschieden werden: *Trochulus hispidus* nimmt in der Ersteren deutlich zu, auch *Succinella oblonga*. Außerdem ändern sich die Dominanzverhältnisse bei den *Pupilla*- und *Vallonia*-Arten: Während in Zone „S2" *Vallonia* vor *Pupilla* dominiert, ist es in Zone „S3" umgekehrt, wo *P. muscorum* die vorherrschende Art vor *Vallonia* ist. Das Nebeneinander-Vorkommen der trockenheitsorientierten *Pupilla muscorum* und der „hygrophilous species such as *S. oblonga* … appears incompatible" (LIMONDIN 1995: 696). Es ist laut zitiertem Autor noch zu untersuchen, ob dies ein regionales oder nur lokales Phänomen ist. LOŽEK (1999: 255–256, 258) begründet dieses in kaltzeitlichen Sedimenten durchaus verbreitete Zusammenleben von Arten, die gegenwärtig nie zusammen auftreten, darin, dass sie zum einen große Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen ertragen können, zum anderen, dass sie in waldlosen Standorten leben. Diese gemeinsamen Fähigkeiten ermöglichten ihnen eine Koexistenz.

Im herkömmlichen Sinn wurde die Jüngere Dryas als trockene Periode angesehen, doch ergaben palynologische Untersuchungen das Vorkommen von Bäumen (an Fundstellen geringer Höhenlage), was doch auf feuchtere Bedingungen hindeutet. Nach LIMONDIN (1995: 696) wurden Feuchtigkeitsschwankungen während der Jüngeren Dryaszeit auch an anderen nordwesteuropäischen Fundstellen festgestellt.

Nach den Befunden von STORCH (1987), Felsställe bei Mühlen (Alb-Donau-Kreis), Horizont GH2b/3a, würde dessen Kleinsäugerfauna für Jüngere Dryas sprechen. Die starke Beteiligung des Halsbandlemmings (zusammen mit der Schmalschädeligen Wühlmaus 57 % der Nagerfunde) bedeutet Wiederausbreitung offener, relativ sommertrockener Kaltsteppengesellschaften. Doch blieben auch bewachsene, feuchte Lebensräume (Flußauen, kleine Tälchen) bestehen (Anwesenheit von Rötelmaus, Maulwurf und Schermaus).

Die Befunde aus dem Abri von Elsbethen sind mit denen aus der Literatur sehr gut vergleichbar: Der Rückgang im artlichen und individuellen Bestand der Gastropoden-Gemeinschaften, die Abkühlung, das Vorherrschen der anspruchslosen Elemente meist mesophiler Prägung, die Indizien für das Weiterbestehen einzelner anspruchsloser Baumarten bzw. Gebüsche (vgl. LIMONDIN 1995). Interessant ist auch, dass Indikationen für Feuchtigkeitsschwankungen gegeben sind: Dies ist besonders aus der unterschiedlichen Beteiligung von *Vallonia costata* an der Gesamtfauna (9,1–13,8–42,8 % der Gesamtindividuen), und den relativen Anteilen der Gruppen „W(M)" und „W(H)" ablesbar (vgl. Sammeltabelle). Diesem Lebensraum-Bild würde auch der Kleinsäugerbefund von STORCH (1987) aus dem Felsställe entsprechen.

5.2.4. Präboreal, Initialphase

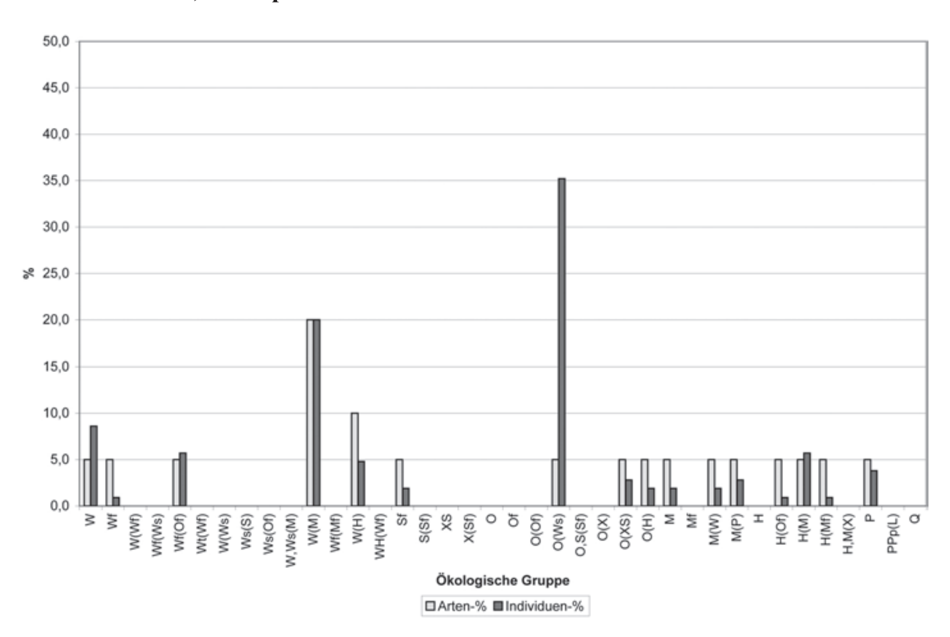


Abb. 19: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 87.72.3.

Tab. 20: 87.72.3. – Abb. 19. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Elytren (Coleoptera, cf. Elateridae), Zahnreste von Kleinsäugern. Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 1000 (klein, vorherrschend *Arianta arbustorum*).

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Discus ruderatus* (9)	1 (5,0)	9 (8,6)
Wf: *Clausilia dubia* (1)	1 (5,0)	1 (0,9)
Wf(Of): *Abida secale* (6)	1 (5,0)	6 (5,7)
W(M): *Vitrea crystallina* (1), *Euconulus fulvus* (3), *Perpolita hammonis* (11), *Arianta arbustorum* (6)	4 (20,0)	21 (20,0)
W(H): *Semilimax semilimax* (1), *Petasina unidentata* (4)	2 (10,0)	5 (4,8)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (2)	1 (5,0)	2 (1,9)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (37)	1 (5,0)	37 (35,2)
O (XS): *Pupilla* sp. (*muscorum*-Gruppe; 3)	1 (5,0)	3 (2,8)
O(H): *Vallonia pulchella* (2)	1 (5,0)	2 (1,9)
„Mesophile Standorte“		
M: *Vitrina pellucida* (2)	1 (5,0)	2 (1,9)
M(W): *Punctum pygmaeum* (2)	1 (5,0)	2 (1,9)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, <2 mm L; 3 Individuen einer Art)	1 (5,0)	3 (2,8)
„Feuchtbiotope“		
H(Of): *Columella* sp. (1)	1 (5,0)	1 (0,9)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (6)	1 (5,0)	6 (5,7)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (1)	1 (5,0)	1 (0,9)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (4)	1 (5,0)	4 (3,8)
Gesamt	20	105

Eine artenreichere, vorwiegend aus anspruchslosen Komponenten bestehende Gemeinschaft, die individuenmäßig von *Vallonia costata* (35,2 %) und der Gruppe „W(M)“ mit 20 % beherrscht wird. Die einzige streng waldgebundene Art ist *Discus ruderatus*.

Die Landschaft dürfte einerseits durch mittelfeuchte Gebüschgruppen mit einzelnen anspruchslosen Bäumen, wahrscheinlich Coniferen, bestockt gewesen sein, andererseits von ausgedehnteren trockenen Grasheiden mit Büschen bedeckt. Auch sind Felsen und/oder Gesteinsschutt ablesbar (*Discus ruderatus*, *Clausilia dubia*, *Abida secale*, *Pyramidula pusilla*). Verschiedene mittelfeuchte krautige Lebensräume mit Hochstauden und vernässten Senken waren ebenfalls vorhanden.

Die Dominanz von *Vallonia costata*, die mengenmäßige Beteiligung der Gruppe „W(M)“ und deren Zusammensetzung, *Discus ruderatus* als einzige Waldbewohnerin s. str. sowie die geringe Repräsentanz von *Carychium tridentatum* sprechen für eine zeitliche Einstufung dieser Fauna in eine frühe präboreale Phase mit kühlem, nur mäßig feuchtem Klima.

5.2.5. Präboreal, voll entwickelt

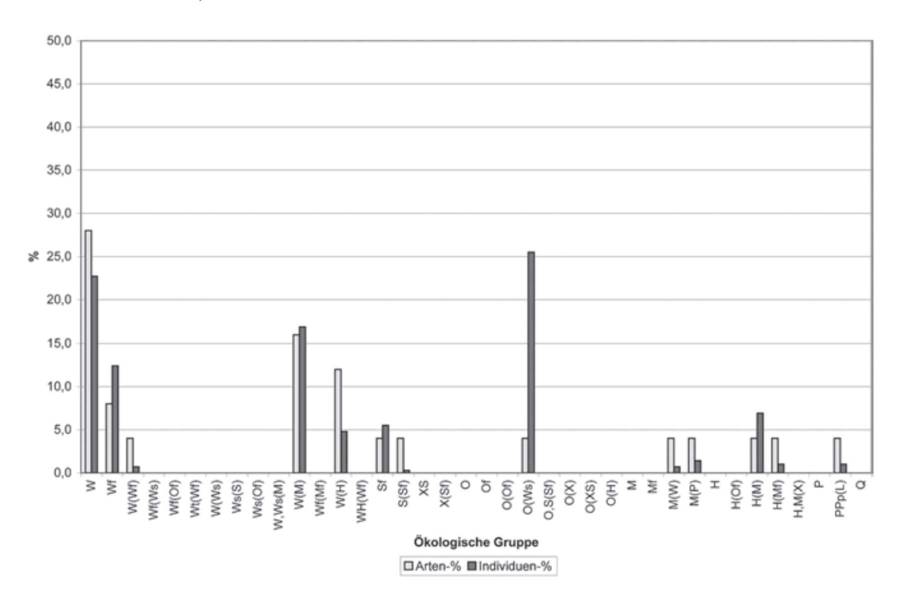


Abb. 20: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9hK2.
Tab. 21: 9hK2. – Abb. 20. Substratmenge: ca. 1 l. Beifunde: kleine Knochen. Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 3000, darin vorherrschend: *Arianta arbustorum*, auch viel *Petasina unidentata.* Bemerkungen: überwiegend inadulte Exemplare bei *Vallonia costata* und *Discus ruderatus.*

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte"		
W: *Ena montana* (4), *Macrogastra plicatula* (1), *Discus ruderatus* (48), *Aegopinella nitens* (9), *Limax* sp. (große Art; 1), *Monachoides incarnatus* (1), *Isognomostoma isognomostomos* (1)	7 (28,0)	66 (22,7)
Wf: *Vertigo alpestris* (3), *Clausilia dubia* (33)	2 (8,0)	36 (12,4)
W(Wf): *Helicigona lapicida* (2)	1 (4,0)	2 (0,7)
W(M): *Vitrea crystallina* (14), *Perpolita hammonis* (9), cf. *Fruticicola fruticum* (3), *Arianta arbustorum* (23)	4 (16,0)	49 (16,9)
W(H): Clausiliidae, cf. *Macrogastra* sp. (breit und flach gerippt; 2), *Semilimax semilimax* (7), *Petasina unidentata* (5)	3 (12,0)	14 (4,8)
„Trockenbiotope"		
Sf: *Pyramidula pusilla* (16)	1 (4,0)	16 (5,5)
S(Sf): *Pupilla* cf. *sterrii* (1)	1 (4,0)	1 (0,3)
„Offenland"		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (74)	1 (4,0)	74 (25,5)
„Mesophile Standorte"		
M(W): *Punctum pygmaeum* (2)	1 (4,0)	2 (0,7)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, davon 3 unter 2 mm, 1: 3,2 mm L : 2 mm B)	1 (4,0)	4 (1,4)
„Feuchtbiotope"		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (20)	1 (4,0)	10 (6,9)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (3)	1 (4,0)	3 (1,0)
„Nassbiotope"		
PPp(L): *Galba truncatula* (3)	1 (4,0)	3 (1,0)
Gesamt	25	290

Hinsichtlich der Artenzahlen wird die Thanatocoenose von Waldarten beherrscht, wobei *Discus ruderatus* die höchsten Zahlenwerte erreicht. Die relativ höchsten Individuenanteile zeigt jedoch *Vallonia costata* (25,5 %). Teilbewaldung bei mittelfeuchten Bodenverhältnissen, mäßig entwickelter Krautschicht und (randlich) entwickelten Gebüschformationen ist anzunehmen. Vermutlich waren noch Coniferen und eher anspruchslose Laubhölzer bestandsbildend. Feuchte bis nasse Senken lassen sich vor allem aus der Anwesenheit von *Galba truncatula* und einer kleinen Nacktschneckenart (*Deroceras* sp.) rekonstruieren. Erstere wurde auch von MELL (1937: 255) rezent „an quelligen Stellen“ in der Glasenbachklamm registriert. Die hohe Beteiligung von *Vallonia costata* lässt auf große, unbewaldete, eher trockene Grasflächen mit Gebüschen schließen. Eine Reihe von Arten (die Clausilien, *Vertigo alpestris*, *Helicigona lapicida*, *Pyramidula pusilla*) ist petrophil, was auf blockreichen Oberboden bzw. auch Felsen außerhalb des Waldes hindeutet.

Klimacharakter: gemäßigt, höchstens mittelfeucht.

Dass die inadulten Individuen bei der gut erhaltenen *Vallonia costata* und *Discus ruderatus* überwiegen, könnte ein Hinweis auf eine Einbettung der Gemeinschaft entweder spät im Herbst oder im Frühling/Frühsommer (?) sein; je nachdem, ob diese Arten als Gelege oder Jungtiere überwintern. Hohe Anteile der inadulten Exemplare können auch in anderen Thanatocoenosen festgestellt werden (siehe dort).

Während des Präboreals und Boreals reichte das Areal von *Vertigo alpestris* vom Zentralteil der ehemaligen ČSFR in deren südliche Gebiete bzw. bis nach Südengland und Südschweden. Ab dem mittleren Atlantikum erschien sie in Burgund und an anderen Orten Zentraleuropas (Deutschland, Polen) und hielt sich dort bis zum Ende des Subboreals. Während des Subatlantikums war sie hauptsächlich in Zentraleuropa (ehemalige ČSFR, Polen) und in Südschweden verbreitet. Während dieser Phase erst erreichte sie Mittel- und Nordskandinavien. Ihr heutiges Verbreitungsgebiet ist als sibirisch-boreoalpin zu beschreiben; das Vorkommen in Nordwestengland (Lake District) ist anthropogenen Ursprunges. Sie gilt als Anzeiger mehr kontinentaler Klimabedingungen. In ihrer Ausbreitung folgte sie den sich zurückziehenden Gletschern, doch offenbar langsamer als *V. genesii*, da sie gegenüber den Erwärmungen toleranter war (LIMONDIN 1992). Zur Verbreitung siehe auch LOŽEK (1964: 206) und Anm. 15, rezente Fauna (Ökologie im Fundgebiet) sowie FRANK (2006: 297–299; Karte 126).

Isognomostoma isognomostomos ist in holozänen Ablagerungen ziemlich verbreitet, zum Teil auch außerhalb ihres heutigen Areales (vgl. LOŽEK 1964: 310–311).

Arianta arbustorum ist vor allem in spätkaltzeitlichen und frühwarmzeitlichen Phasen beherrschend im Faunenbild („*Arianta*-Faunen“ sensu LOŽEK 1964: 309–310; FRANK 2006: 606–608; Karte 266).

Tab. 22: 9hL1. – Abb. 21. Substratmenge: ca. 1 l. Beifunde: vereinzelte Kleinsäugerzähne; Regenwurm-Kalkkonkremente (1). Splitter, nicht mehr getrennt: 1000–2000, darin dominant: *Arianta arbustorum.*

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Ena montana* (1), *Cochlodina laminata* (2), *Macrogastra plicatula* (1), *Discus ruderatus* (30), *Aegopinella nitens* (8), *Monachoides incarnatus* (2)	6 (19,3)	44 (14,8)
Wf: *Vertigo alpestris* (1), *Clausilia dubia* (7), cf. *Neostyriaca corynodes* (2)	3 (9,6)	10 (3,3)
W(Wf): *Helicigona lapicida* (3)	1 (3,2)	3 (1,0)

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
Wf(Of): *Abida secale* (3)	1 (3,2)	3 (1,0)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (1)	1 (3,2)	1 (0,3)
Ws(S): cf. *Euomphalia strigella* (1)	1 (3,2)	1 (0,3)
W(M): *Vitrea crystallina* (15), *Perpolita hammonis* (9), *Limacoidea* (Schälchen, dick; 1), *Fruticicola fruticum* (2), *Arianta arbustorum* (34)	5 (16,1)	61 (20,5)
W(H): Clausiliidae (Apices, nicht bestimmbar; 16), *Semilimax semilimax* (5), *Petasina unidentata* (11)	2 (6,4)	32 (10,8)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (23)	1 (3,2)	23 (7,7)
S(Sf): *Pupilla sterrii* (1)	1 (3,2)	1 (0,3)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (83)	1 (3,2)	83 (27,9)
„Mesophile Standorte“		
M: *Vitrina pellucida* (1)	1 (3,2)	1 (0,3)
M(W): *Punctum pygmaeum* (4)	1 (3,2)	4 (1,3)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, klein, glasartig transparent, fast glatt, ca. 1–2 mm; 6)	1 (3,2)	6 (2,0)
„Feuchtbiotope“		
H(Of): cf. *Columella* sp. (1)	1 (3,2)	1 (0,3)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (18)	1 (3,2)	18 (6,1)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (1)	1 (3,2)	1 (0,3)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (3)	1 (3,2)	3 (1,0)
PPp(L): *Galba truncatula* (1)	1 (3,2)	1 (0,3)
Gesamt	31	297

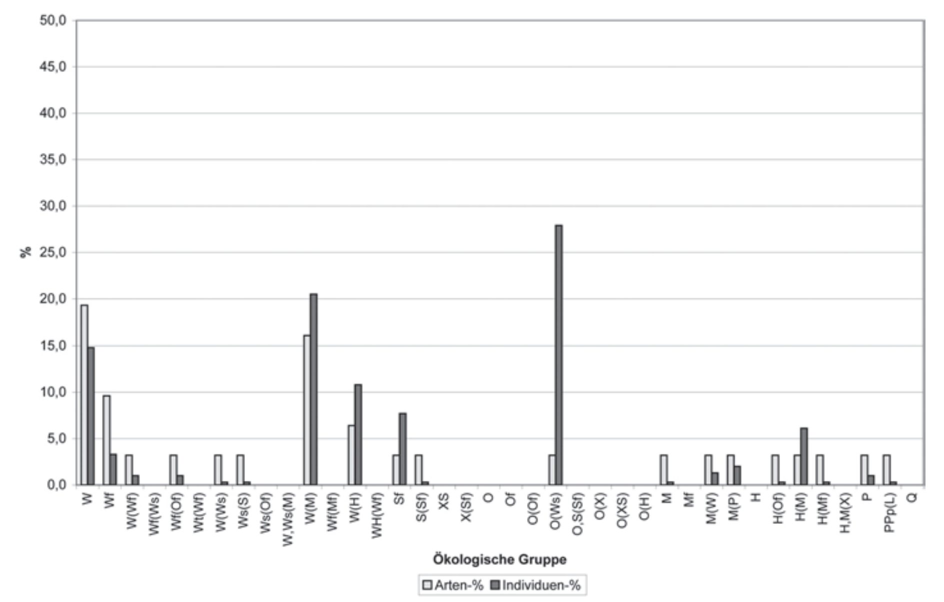


Abb. 21: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9hL1.

Die Aussage der Thanatocoenose entspricht im wesentlichen der der vorigen (9hK2), obwohl die Artenzahl höher ist. Auch hier ist gemäßigtes, höchstens mittelfeuchtes Klima angezeigt.

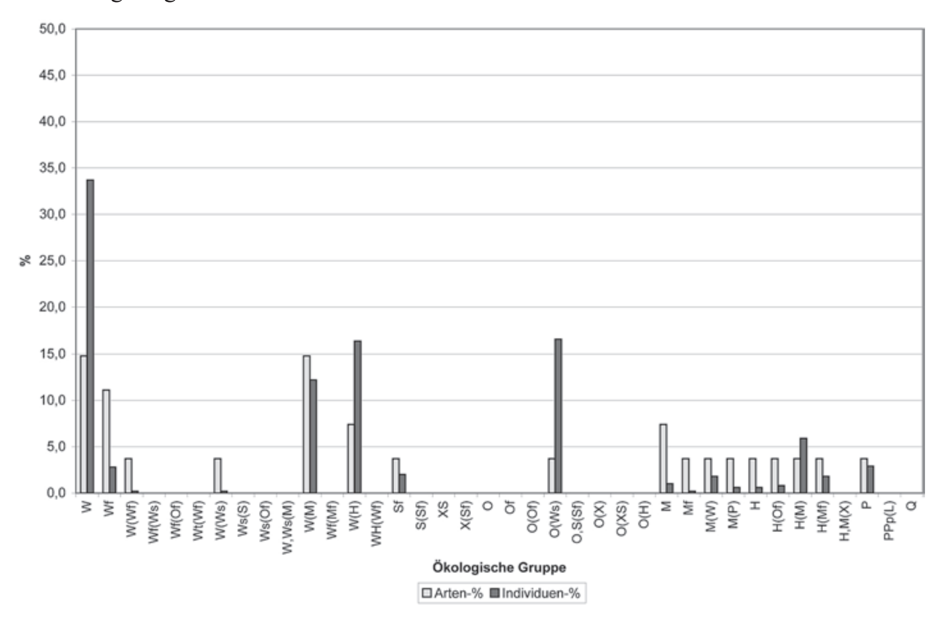


Abb. 22: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 9hL2.

Tab. 23: 9hL2. – Abb. 22. Substratmenge: ca. 1 l. Beifunde: 1 Kleinsäugerzahn; 2 Schnecken-Eier (etwa 1 mm, rundoval, gelbbraun, fast glatt, mit Micropyle). Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 5000, darin vorherrschend: *Arianta arbustorum*, Clausiliidae (Apices). Bemerkungen: *Carychium tridentatum* in einer sehr schlanken, lang gestreckten Form.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Ena montana* (4), *Macrogastra plicatula* (19), *Discus ruderatus* (57), *Aegopinella nitens* (91)	4 (14,8)	171 (33,7)
Wf: *Vertigo alpestris* (3), *Clausilia dubia* (15), cf. *Neostyriaca corynodes* (1)	3 (11,1)	14 (2,8)
W(Wf): cf. *Helicigona lapicida* (1)	1 (3,7)	1 (0,2)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (1)	1 (3,7)	1 (0,2)
W(M): *Vitrea crystallina* (33), *Perpolita hammonis* (11), *Fruticicola fruticum* (5), *Arianta arbustorum* (13)	4 (14,8)	62 (12,2)
W(H): *Clausiliidae* (Embryonalschalen; 41), *Semilimax semilimax* (20), *Petasina unidentata* (22)	2 (7,4)	83 (16,4)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (10)	1 (3,7)	10 (2,0)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (84)	1 (3,7)	84 (16,6)
„Mesophile Standorte“		
M: *Vitrina pellucida* (1), *Trochulus hispidus* (4)	2 (7,4)	5 (1,0)
Mf: *Clausilia rugosa parvula* (1)	1 (3,7)	1 (0,2)

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
M(W): *Punctum pygmaeum* (9)	1 (3,7)	9 (1,8)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, <3 mm, fast glatt, transparent; 3)	1 (3,7)	3 (0,6)
„Feuchtbiotope“		
H: *Perpolita petronella* (3)	1 (3,7)	3 (0,6)
H(Of): *Columella* sp. (4)	1 (3,7)	4 (0,8)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (30)	1 (3,7)	30 (5,9)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (9)	1 (3,7)	9 (1,8)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (15)	1 (3,7)	15 (2,9)
Gesamt	27	507

Auffallend lange, schmale Schalen dieser Art registrierte MELL (1937) an sehr feuchten Standorten. Interessant ist sein Hinweis (MELL 1937: 252) auf seine „Fundnummer 8. Glasenbachklamm (Fallaub einer Mulde, Buchenwald, untere Lagen durch Sickerwasser tropfnaß …“; vgl. Anm. 6, rezente Fauna). – Die Morphologie dieser Art ist somit nicht nur ein Indiz für stärker bodenfeuchte Stellen innerhalb eines (buschbetonten?) Waldbiotopes, sondern auch auf die Erhaltung eines Morphotypus innerhalb des Untersuchungsgebietes zumindest seit frühholozänen Phasen.

Im wesentlichen den beiden vorigen Gemeinschaften vergleichbar, vor allem der aus 9hL1, doch zeigt sich eine wesentlich höhere Individuenzahl und Ansteigen des prozentuellen Anteils der Waldarten auf 33,7 % der Gesamtindividuen, wobei *Aegopinella nitens* die dominierende Art vor *Discus ruderatus* wird. Diese Tatsache und die Morphologie von *Carychium tridentatum* könnten die vorsichtige Schlussfolgerung auf zumindest lokal stärkere Entwicklung von Laubhölzern zulassen. Diese Tendenz zeigt sich auch in der Gemeinschaft aus 9hL1 deutlicher (Beteiligung der ökologischen Gruppe „W(H)“ mit 10,8 % an der Gesamtindividuenzahl, Präsenz von *Euconulus praticola*).

Tab. 24: 8hM1. – Abb. 23. Substratmenge: ca. 1 l. Beifunde: Schnecken-Eier (3; eines <1 mm, linsenförmig, 2 etwa 1 mm, rundlich, größer; ohne Micropyle). Bemerkungen: hohe Anteile inadulter Schalen bei *Discus ruderatus*, *Vitrea crystallina* (vgl. die Hinweise in der Thanatocoenose aus 9hK2).

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Ena montana* (3), *Discus ruderatus* (51), *Aegopinella nitens* (32), *Semilimax kotulae* (3), *Limax* sp. (1), *Monachoides incarnatus* (2)	6 (20,7)	92 (18,6)
Wf: *Vertigo alpestris* (6), *Clausilia dubia* (71)	2 (6,9)	77 (15,6)
W(Wf): *Helicigona lapicida* (1)	1 (3,4)	1 (0,2)
Wf(Of): *Abida secale* (3)	1 (3,4)	3 (0,6)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (5)	1 (3,4)	5 (1,0)
W(M): *Vitrea crystallina* (57), *Perpolita hammonis* (12), *Fruticicola fruticum* (3), *Arianta arbustorum* (12)	4 (13,8)	84 (17,0)
W(H): *Semilimax semilimax* (8), *Petasina unidentata* (25)	2 (6,9)	33 (6,7)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (26)	1 (3,4)	26 (5,3)
X(Sf): *Cochlicopa* cf. *lubricella* (4)	1 (3,4)	4 (0,8)
„Offenland“		
O(Of): *Columella* cf. *columella* (2)	1 (3,4)	2 (0,4)
O(Ws): *Vallonia costata costata* (116)	1 (3,4)	116 (23,5)
O(H): *Vallonia pulchella* (1)	1 (3,4)	1 (0,2)
„Mesophile Standorte“		
M: *Vitrina pellucida* (2), cf. *Trochulus hispidus* (1)	2 (6,9)	3 (0,6)

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
M(W): *Punctum pygmaeum* (1)	1 (3,4)	1 (0,2)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen; 2-3,5 mm; 3)	1 (3,4)	3 (0,6)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (12)	1 (3,4)	12 (2,4)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (3)	1 (3,4)	3 (0,6)
H,M(X): *Cochlicopa* sp. (wahrscheinlich überwiegend lubrica; 18 Apices)		18 (3,6)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (10)	1 (3,4)	10 (2,0)
Gesamt	29	494

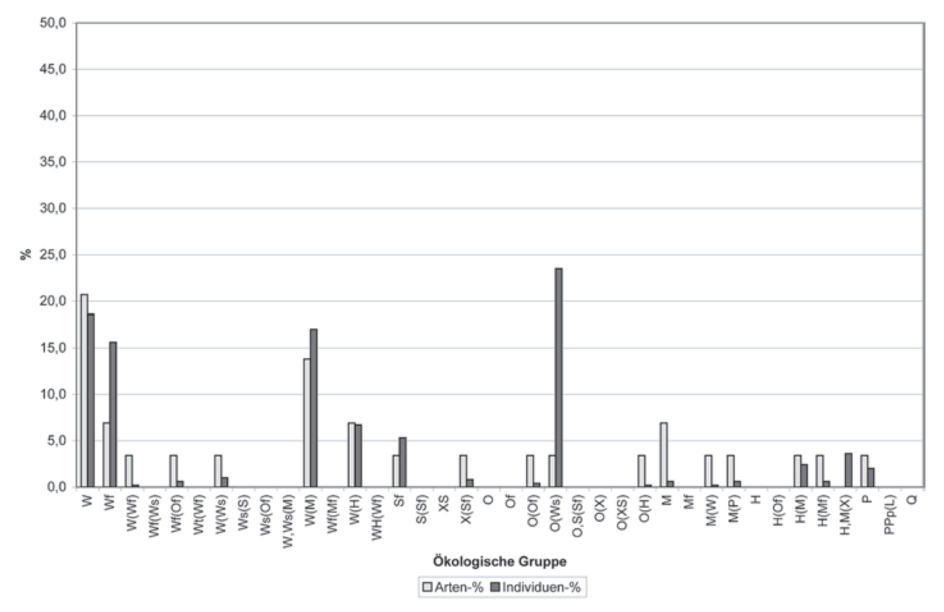


Abb. 23: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 8hM1.

Den vorigen Gemeinschaften vergleichbar.

Vallonia pulchella wurde massenhaft in jungholozänen Ablagerungen festgestellt. In den älteren Abschnitten tritt sie vor allem warmzeitlich auf. Im allgemeinen ist sie viel seltener als *V. costata* und meist an feuchte Standorte gebunden (LOŽEK 1964: 221; FRANK 2006: 189–195; Karte 88).

Tab. 25: 8hM2. – Abb. 24. Substratmenge: 1 l. Beifunde: Schnecken-Eier (1; etwa 1 mm; rund, gelbweiß, fast glatt, mit Micropyle). Bemerkungen: auffallend schlanke, lang gestreckte *Carychium tridentatum* (siehe dazu den Hinweis bei der Gemeinschaft 9hL2).

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Ena montana* (3), *Macrogastra plicatula* (9), *Discus ruderatus* (74), *Aegopinella nitens* (12)	4 (14,3)	98 (14,2)
Wf: *Vertigo alpestris* (3), *Orcula* sp. (1), *Clausilia dubia* (11)	3 (10,7)	15 (2,2)
W(Wf): *Helicigona lapicida* (1)	1 (3,6)	1 (0,1)

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
Wf(Of): *Abida secale* (3)	1 (3,6)	3 (0,4)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (5)	1 (3,6)	5 (0,7)
W(M): *Vitrea crystallina* (65), *Perpolita hammonis* (33), *Fruticicola fruticum* + *Arianta arbustorum* (26)	4 (14,3)	124 (17,9)
W(H): Clausiliidae (64 Embryonalschalen, cf. *Macrogastra* und/oder *Clausilia* sp.), Semilimax semilimax (11)	1 (3,6)	75 (10,8)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (45)	1 (3,6)	45 (6,5)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (213)	1 (3,6)	213 (30,8)
O(H): *Vallonia pulchella* (1)	1 (3,6)	1 (0,1)
„Mesophile Standorte“		
M: cf. *Oxychilus cellarius* (1; teratologisch verformter letzter Umgang), *Vitrina pellucida* (2), *Trochulus hispidus* (24)	3 (10,7)	27 (3,9)
M(W): *Punctum pygmaeum* (7)	1 (3,6)	7 (1,0)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen; bis 3 mm L; glatt, transparent; 23 Individuen von 2 Arten)	2 (7,1)	23 (3,3)
„Feuchtbiotope“		
H(Of): *Columella* sp. (1)	1 (3,6)	1 (0,1)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (32)	1 (3,6)	32 (4,6)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (7)	1 (3,6)	7 (1,0)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (14)	1 (3,6)	14 (2,0)
Gesamt	28	691

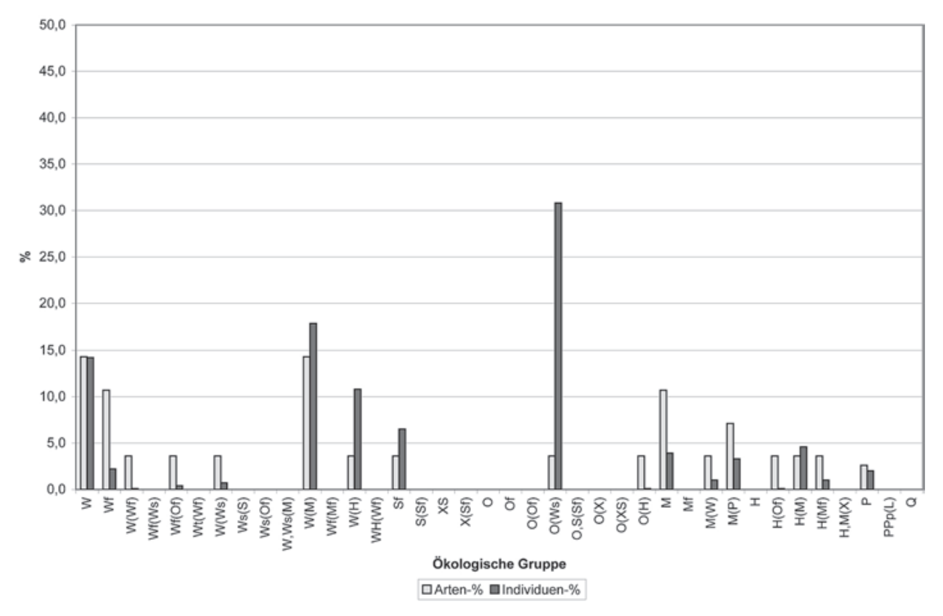


Abb. 24: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 8hM2.

Den vorigen Thanatocoenosen vergleichbar; *Vallonia costata* ist hochdominant (30,8 % der Gesamtindividuen).

Leider war eine sichere Identifikation der *Orcula*-Art nicht möglich; vermutlich ist es *O. dolium*. ZIMMERMANN (1932: 44–51) stellte Überlegungen hinsichtlich der Differenzierung der die Alpen bewohnenden Stämme der Gattung an. Er ist der Ansicht, dass diese schon zu Beginn des Pleistozäns einsetzte, und zwar im Zusammenhang mit der Abhängigkeit vom Kalkuntergrund, wobei er die, die Tal- und Randgebiete bewohnenden Stämme als weniger kalkgebunden ansieht als die der Hochlagen.

Die Nordalpen werden als die Entwicklungsstätte der alpinen Orculae (wahrscheinlich exklusive *O. conica*) angesehen: Die nördlichen Ostalpen waren in ihrem östlichsten Teil im wesentlichen unvergletschert, das übrige Gebiet war größtenteils vom Eis bedeckt und daher lange Zeit unbewohnbar. Durch das von den alpinen Höhen vordringende Eis wurden viele Populationen nach Norden abgedrängt. ZIMMERMANN (1932: 46) meint, dass die Vorfahren der heute die Alpen bewohnenden *Orcula*-Arten großteils nicht auf eisfreien Höhen oder Hängen überdauert hätten, wie dies vermutlich z. B. *Cylindrus obtusus* getan hat, sondern dass sie überwiegend an den Nordrand der Alpen zurückgewichen seien. Unter diesen Beständen differenziert er zwei Gruppen: Die eine, die auf die junge Aufschüttungsebene und die nördlich davon gelegenen Mittelgebirge abgedrängt wurde – auf Böden, die den bisherigen weder chemisch noch physikalisch entsprochen haben. Wahrscheinlich waren das vorwiegend Populationen, die davor schon tiefere Lagen bewohnten, und die nicht so streng kalk- und felsgebunden waren; aus ihnen sollen die Hauptbestände der heutigen *Orcula dolium* hervorgegangen sein. Die andere Gruppe umfasste Tiere mit kalk- und felsgebundener Lebensweise, die eisfreie Alpenrandgebiete besetzt hielten. Solche waren im Norden der Alpen während der maximalen Vereisungen nur am Alpenrand östlich der Salzach vorhanden. Aus ihnen seien die heutigen „Alpenrandformen" sensu F. KÄUFEL hervorgegangen: In erster Linie *O. gularis*, *O. spoliata* und *O. austriaca* (von ZIMMERMANN als Rasse zu *O. spoliata* gestellt), in zweiter Linie *O. tolminensis* und *O. fuchsi* (ZIMMERMANN 1932: 47). Im nordalpinen Gebiet westlich der Salzach gingen alle nicht an die vorgelagerte Ebene anpassungsfähigen Stämme zugrunde (diese Überlegungen gelten auch für viele andere Gastropodengattungen bzw. wenig mobile andere Tiergruppen).

Mit dem Ende des Pleistozäns erfolgten Rückwanderungen der ins Alpenvorland abgedrängten Populationen (*O. dolium*), die bis zur Gegenwart andauern. Gleichzeitig kam es zu Überschiebungen mit den randalpin Überdauernden (*O. gularis*, *O. spoliata*), doch im allgemeinen nicht mehr zu Vermischungen. Nur im Gebiet zwischen Traun und Enns traten offenbar doch solche Vermischungen auf (*O. dolium*/*O. gularis* → *O. pseudodolium* A. J. WAGNER). Diese Wanderungs- und Überschiebungsphänomene sind sicher mehrfach erfolgt, entsprechend dem mehrfachen Klimawechsel.

Orcula dolium dürfte also mit großer Wahrscheinlichkeit nordalpinen Ursprungs sein. Von diesem Gebiet sind Vorfahren vermutlich schon präglazial nach Süden vorgedrungen: Vereinzelte Rezentvorkommen wie z. B. Gastein/Hohe Tauern, Untertauern/Radstädter Tauern, Judenburg/Oberes Murtal sind sicher als Reste solcher ehemaliger Verbindungslinien anzusprechen. Das verhältnismäßig kleine geschlossene südliche Areal liegt nicht in den „massifs de refuge", sondern in ehemals vereistem Gebiet. Dass ihre Vorläufer im Norden größtenteils ins Alpenvorland und darüber hinaus abgedrängt wurden und dort überdauern konnten, wird nicht nur durch Fossilbelege dokumentiert

(beiderseits des Rheins bis Mainz, im Münchner Gebiet, an vielen Stellen des Donautales von Passau bis Budapest), sondern auch durch außeralpine Reliktvorkommen (Schwarzwald, südliches Baden, München, Südrand der Böhmischen Masse; ZIMMERMANN 1932: 48).

Die einander nahe stehenden, vikariierenden *O. gularis*, *O. spoliata* und *O. austriaca* sind ebenfalls ursprünglich nordalpin und prä- bzw. interglazial in die Südalpen vorgedrungen. Spuren ehemaliger Verbindungslinien (d. h. verbindende Populationen) gibt es nicht mehr. Möglicherweise reichte *O. gularis* in den Nordalpen weiter westwärts als heute. – Sie überdauerten in den alpinen Randgebieten. Ihre Differenzierung, auch die von *O. austriaca*, erfolgte vermutlich durch die langzeitige räumliche Trennung durch die Vereisungen (im Norden durch die ehemaligen Enns-, Salza- und Ybbs-Gletscher). Die Entwicklungen im Norden und Süden verliefen zum Teil ganz gleichartig. Nach dem Ende der Vereisungen setzten auch bei ihnen wahrscheinlich Rückwanderungsbewegungen ein; ihre heutige Verbreitung kennzeichnet sie jedoch als durch die Vereisungen im Verbreitungsgebiet reduzierte „Alpenrandformen“ (s. oben).

Ausgesprochene Reliktvorkommen zeigen *O. tolminensis* und *O. fuchsi*, mit extremer Entwicklung der conchologischen Merkmale: Hinsichtlich der Morphologie und des Vorkommens stehen sie in Beziehung zu *O. gularis* bzw. *O. austriaca*: *Orcula tolminensis* zeigt exzessive *gularis*-Kriterien und lebt in deren Verbreitungsgebiet, *O. fuchsi* steht *O. austriaca* conchologisch am nächsten und lebt in ihrem Areal. In den Nordalpen scheinen diese Arten morphologisch streng getrennt voneinander. Übergänge *gularis/tolminensis* sind sicher nur von 3 rezenten Fundorten bekannt: Tennengebirge, Dachstein-Südwand, Hochschwab; siehe KLEMM (1974: 135). Auch ihr heutiges Areal dürfte durch Reduktion entstanden sein, vermutlich durch besonders massive. ZIMMERMANN (1932: 50) meint, dass beide Artenpaare sich aus inneralpinen Beständen einer gemeinsamen Urform entwickelt hätten, die aber zum Unterschied von *O. gularis* und *O. austriaca* um wenigstens eine Glazialperiode früher vom gemeinsamen Stamm abgetrennt worden seien als diese. Dabei wären die Reduktionen, denen *O. gularis* und *O. austriaca* vermutlich durch die letzte Großvereisung unterworfen waren, bereits durch eine frühere Vereisung erfolgt: Somit hätten *O. tolminensis* und *O. fuchsi* vor dem letzten Vereisungshöhepunkt eine ähnliche Verbreitung gehabt wie heute *O. gularis* und *O. austriaca* und wären durch diesen auf ihr heutiges reliktäre Areal reduziert worden. – Über Orculidae siehe vor allem GITTENBERGER (1978).

Dieses Gedankenschema orientiert sich an der klassischen 4-Eiszeiten-Auffassung, die durch 3 Interglaziale getrennt waren. Heute ist unsere Kenntnis der pleistozänen Klimaabläufe jedoch viel detaillierter und wir wissen, dass es während der Kälteperioden mehrere wärmere Schwankungen gegeben hat, und während der Interglaziale kühlere Phasen. Daher sind die Abwanderungs-, Rückwanderungs-, Überschiebungs- und Durchmischungsphänomene sicherlich weit vielschichtiger verlaufen, als man es ursprünglich angenommen hat. Die Unterartenbildung bei vielen ostalpinen Gastropodenarten müsste von diesen Gesichtspunkten her, möglichst unterstützt durch Fundmaterial aus pleistozänen, auch pliozänen Grabungsstellen, untersucht werden. Vor allem Material aus Höhlen ist, in Zusammenhang mit Vertebratenfunden, die eine raschere und progressivere Evolution zeigen, äußerst aufschlussreich (u. a. FRANK 1995: Funde von Orculidae mit morphologischen Übergangscharakteren in spätglazialen Sedimenten der Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge; 1997a,b).

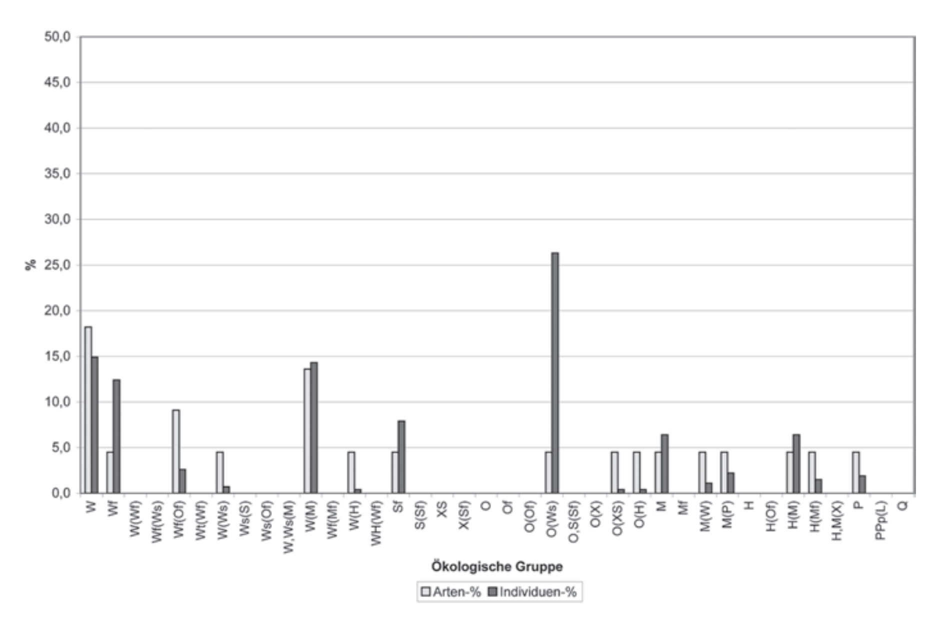


Abb. 25: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 8hN1N2O1.

Tab. 26: 8hN1N2O1. – Abb. 25. Substratmenge: ca. 1 l. Beifunde: Schnecken-Eier (1; ca. 1 mm, rund, weißlich, fast glatt, ohne Micropyle). Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 2000; darin vorherrschend: *Arianta arbustorum*.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Ena montana* (4), *Discus ruderatus* (29), *Aegopinella nitens* (5), cf. *Limax* sp. (Schälchen; 1)	4 (18,2)	39 (14,9)
Wf: *Clausilia dubia* (33)	1 (4,5)	33 (12,4)
Wf(Of): Vertiginidae, nicht bestimmbar (1), *Abida secale* (6)	2 (9,1)	7 (2,6)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (2)	1 (4,5)	2 (0,7)
W(M): *Vitrea crystallina* (18), *Perpolita hammonis* (6), *Arianta arbustorum* (14)	3 (13,6)	38 (14,3)
W(H): cf. *Semilimax* sp. (1)	1 (4,5)	1 (0,4)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (21)	1 (4,5)	21 (7,9)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (70)	1 (4,5)	70 (26,3)
O (XS): *Pupilla* sp. (*muscorum*-Gruppe; 1)	1 (4,5)	1 (0,4)
O(H): *Vallonia pulchella* (1)	1 (4,5)	1 (0,4)
„Mesophile Standorte“		
M: *Trochulus hispidus* (17)	1 (4,5)	17 (6,4)
M(W): *Punctum pygmaeum* (3)	1 (4,5)	3 (1,1)
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen; klein; 6)	1 (4,5)	6 (2,2)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (17)	1 (4,5)	17 (6,4)
H(Mf): [Art fehlt]	1 (4,5)	4 (1,5)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (5)	1 (4,5)	5 (1,9)
Gesamt	22	266

Den vorigen Thanatocoenosen vergleichbar.

Tab. 27, siehe Anhang 2, S. 212.

Allen sechs Gemeinschaften gemeinsam ist die im Verhältnis hohe Beteiligung von *Vallonia costata* an der Gesamtindividuenanzahl (16,6–30,8 %). Setzt man dem die relativen Anteile der Waldarten s. str. (14,2–33,7 %) und die der übrigen ökologischen Einheiten im offenen bis halboffenen Bereich gegenüber, wird deutlich, dass die Ausdehnung bewaldeten Territoriums noch keine allzu große gewesen sein kann. Gebüschformationen dürften sowohl innerhalb desselben (Strauchschichte) als auch als Saumbiotope ausgebildet gewesen sein (ökol. Gruppe „W(M)“ zwischen 12,2 und 20,5 % der Individuen). Offene, begraste, teilweise felsige Habitate waren teils mehr trocken, teils mesophil orientiert, teils waren sickerfeuchte Kleinlebensräume und nasse Senken, in- und außerhalb des Waldes, ausgebildet.

In der Krautschicht waren vermutlich Hochstauden und großblättrige Pflanzen beteiligt, da Jungtiere von *Monachoides incarnatus* und *Petasina unidentata*, auch anderer Hygromiidae, sowie *Fruticicola fruticum* und *Arianta arbustorum*, sich daran aufhalten. Die Gehölze dürften vorwiegend durch Nadelhölzer mit beigemischten, eher anspruchslosen Laubbäumen, z. B. Birke, repräsentiert gewesen sein. Indizien für eine dichtere, durchgehende Falllaubdecke sind nicht gegeben. Falllaubansammlungen in Mulden und Senken dürften z. T. stark feuchtigkeitsbetont und damit der Lebensraum für die feuchtigkeitsbedürftigen Elemente der Faunen gewesen sein.

Gesamtklimacharakter: gemäßigt, mittelfeucht.

Zeitliche Einstufung: Die Thanatocoenosen sind aller Wahrscheinlichkeit nach ins Präboreal zu stellen, und zwar in dessen voll entwickelte Phase; mit ersten deutlicheren Erwärmungen.

KAISER (1993: 175–176, 181) nimmt den Beginn des Präboreals (Zürich) um 10.300–10.210 a BP an. Eine zweite Abschmelzphase („melt-water-pulse 1B“) am Übergang von der Jüngeren Dryas zum Präboreal führte ab 10.500 a BP zu einem erneuten Meeresspiegelanstieg, mit Kulmination um 9.500 a BP (zeitlich mit der Termination 1b in der Tiefseeterminologie übereinstimmend). Der letzte CO_2-Anstieg begann etwa zur selben Zeit und erreichte sein erstes Maximum um 10.000 a BP. Während des Präboreals kam es anscheinend zu Rückschlägen. Die Schwankungen endeten ca. bei 9.000 a BP an der Grenze zum Boreal. Sie zeigen sich auch in den δ ^{18}O-Kurven und heißen „Friesland-Oszillation“. Gewisse Analogien bestehen zu den Schwankungen im Anschluss an den „mwp 1A“, auf dessen Höhepunkt vermutlich der Klimarückschlag der Älteren Dryaszeit folgte. Die Rückschläge der Friesland-Oszillation werden vor allem mit der raschen Ausbreitung der Vegetationsdecke und der verstärkten Photosynthese zum Holozänbeginn in Verbindung gebracht. Doch können die Schwankungen der ^{14}C-Produktionsrate auch mit Wechseln in der Intensität des Erdmagnetfeldes und Änderungen des Kohlenstoffkreislaufes zusammenhängen. Außerdem sinkt die ^{14}C-Produktionsrate auch mit steigender Anzahl von Sonnenflecken.

Die Chronozone Präboreal (Pollenzone IV, Koten 486 bis 487, bzw. Probe 4, oberhalb Kote 485,35 m) ist in der Schweiz durch vier Chronologien belegt: Birmensdorf, Friesenberg, Landikon, Belpberg; außerdem durch fossile Einzelbäume im Utolehm (bei

Zürich). Nach der ersteren setzte die Wiederbewaldung im Schweizer Mittelland um 10.200 bis 10.250 a BP ein. Die Bewaldungsphase ging (vorläufig nach einer Unterbrechung von 50 bis 100 Jahren) mit der Friesenberg-Chronologie weiter. Beide decken (inkl. der zeitlichen Lücke) 650 bis 700 Jahre Präboreal ab (KAISER 1993: 181, Fig. 93). Es bestehen gute Übereinstimmungen mit ^{14}C-Daten der süddeutschen Föhrenchronologie; möglicherweise war die zeitliche Unterbrechung sogar kürzer. Siehe auch LANG (1994: 87, 88, Tab. 4.1-6): Dauer des Präboreals (Stufe IV nach FIRBAS 1949, 1954; Vorwärmezeit): 10.100–8.800/8.500 a BP.

BECKER et al. (1991; zit. ex KAISER 1993: 183–184) postulieren ein Minimalalter für den Übergang vom Spätglazial zum Präboreal von 10.970 Dendrojahren BP (= das Jahrringalter in Kalenderjahren vor 1950 AD) am Ende des ^{14}C-Plateaus.

Im Dättnau (WSW von Winterthur, Koten 486 bis 487 m) ist eine deutliche Spitze der *Pinus*-Kurve in 2,70 m Tiefe (= 486,20 m Höhe) feststellbar; dies ist möglicherweise ein Anhaltspunkt für die letzte Ausbreitung von *Pinus* in dieser Phase, die auf 487 m Höhe (= 1,90 m Tiefe) endet. Wieder feuchte Verhältnisse sind aus der Zunahme der Cyperaceae ablesbar. Aus der $\delta\ ^{18}$O-Kurve und der Anwesenheit von Waldarten (*Discus ruderatus*) und Thermophilen (*Vertigo substriata*) sind wärmere und feuchtere Verhältnisse ersichtlich. – *Betula*, *Pinus*, Gramineae und *Dryopteris* sowie *Discus ruderatus* weisen auf Bewaldung hin, *Vertigo substriata*, *Succinella oblonga* und *Carychium minimum* auf wärmeres und feuchteres Klima (KAISER 1993: 47, 51, 56, Fig. 21).

In der Fundstelle Wylermoos (Belpberg, Berner Gebiet, <0,35 m Tiefe, Pollenzone IV) erfolgte durch die holozäne Erwärmung scheinbar eine relativ starke Verlandung des Sees mit Entstehung eines Torfmoores; darauf Föhrenbewuchs. Datierung: 9.450 ± 110 a BP (KAISER 1993: 61). – Siehe dazu auch KAISER (1994), KAISER & EICHER (1987).

Nach MAYER (1974: 240–241) war während des Präboreals („Stufe IV") im Alpenraum *Pinus* vordergründig. Oberhalb der Kiefernwaldgesellschaften schlossen Grasheiden an. Die eisfrei gewordenen Initialstandorte waren von artenreicher Pioniervegetation bewachsen, mit *Artemisia*, *Helianthemum*, *Thalictrum*, Chenopodiaceae, Caryophyllaceae, Umbelliferae, Compositae u. a., dazu mit Zwergsträuchern wie *Juniperus* (*nana*, *sabina*) und *Ephedra*. Vorübergehend, bei Klimarückschlägen, kam es wieder zur Ausweitung baumarmer und -freier Standorte, die aber dann von den vordringenden Wäldern auf die Gipfelregionen und Hangstandorte zurückgedrängt wurden.

Im Pinetum dominierte am Alpenrand in tieferen Lagen und in den großen Tälern wahrscheinlich überwiegend die Weißkiefer. In den höheren Lagen kamen Bergkiefer und Zirbe vor. Begleitbaumart war *Betula*; in der subalpinen Stufe (südlich des Alpenhauptkammes) auch schon die Lärche. Die Fichte bewuchs erst nur ein schmales Areal am Südost-, Ost- und Nordostrand der Alpen in sub- bis tiefmontaner Lage. Im Süden und Osten schloss unterhalb des Pinetums ein Quercetum an.

In dieser Phase treten nach LOŽEK (1964: 147–148) in den tschechoslowakischen Fundstellen „*Arianta*-" und „*Chondrula tridens*-Faunen" auf. Thermisch anspruchsvolle Arten erscheinen stufenweise, vermehrt erst im Boreal. Bewaldete und offene Flächen wechseln. Xerothermophile Arten dringen sowohl in Gebirgslagen als auch in später zusammenhängend bewaldete Gebiete vor, wo sie dann aber wieder verschwinden. *Discus ruderatus* beginnt sich auszubreiten.

Nach HORÁČEK & LOŽEK (1988: 97) herrschen im Präboreal (zwischen 8.300 und 8.000

a BC) folgende Faunenverhältnisse: „*Helicopsis striata*-*Chondrula tridens*-*Pupilla muscorum*-*Vallonia costata*-*Truncatellina cylindrica*-*Cochlicopa lubricella*. Decline of last glacial elements as *V. tenuilabris*, *C. columella*, *Vertigo genesii*". „*Sicista* spp., *Crocidura* spp., *A.* (*Sylvaemus*) spp., *Cl. glareolus* occuring over all regions. *Lemmus* and *Dicrostonyx* disappeared (exc. Moravian Karst?), no Gliridae in Bohemia." – „Warming."

Zwischen 8.000 und 7.500 a BC: „*Discus ruderatus*-*Bradybaena* (= *Fruticicola*) *fruticum*-*Euomphalia strigella* in high amounts." „*M. arvalis* becames eudominant, overspreading *M. gregalis* even in the Carpathian Basin;" – „Cooling in younger Preboreal".

In der Chronologietabelle von LOŽEK (1993: 250–251, 256, Tab. 1), 8.300 a BC steht für Präboreal, Boreal: Deutliche Zunahme des Artenreichtums und der standörtlichen Diversität; Expansion thermophiler Elemente; warme Eichenwälder, Xerothermformationen, Tschernosemsteppen; rascher Anstieg der Temperatur, später auch der Feuchtigkeit.

Die Korrelation von Weichtierfaunensukzessionen und nacheiszeitlicher Vegetationsentwicklung ist nach LOŽEK (1982: 20–25) noch lückenhaft. Die meisten Fundgebiete befinden sich in Hügelländern und niedrigen Gebirgslagen, gegenwärtig gekennzeichnet durch Böden der Braunerdegruppe, bzw. ursprünglich mischwaldbedeckt; vorwiegend mit Laubgehölzen. Die hochkaltzeitlichen Elemente ziehen sich endgültig aus der Fauna zurück (*Columella columella*, *Vallonia tenuilabris*, *Vertigo genesii*), die Elemente mittlerer Ansprüche nehmen stark zu (*Fruticicola fruticum*, *Euomphalia strigella*; Bewohner von Mantelformationen, Lichtgehölzen). Im Steppenbereich leben voll entwickelte Gemeinschaften der Tschernosemsteppe, mit *Chondrula tridens*, *Helicopsis striata*, *Pupilla muscorum*, *Vallonia costata* (massenhaft), *Truncatellina cylindrica*, *Cochlicopa lubricella* (die letztere oft in hohen Anteilen).

Die Landschaft dürfte zuerst einer offenen bzw. Parklandschaft mit noch schwach entwickelten kalkreichen Böden entsprochen haben. Unter den wärmebedürftigen Einwanderern findet man erst Arten, die Trockenheit (*Granaria frumentum*) und lichte Standorte gut vertragen (z.B. *Aegopinella minor*, *Helix pomatia*); unter den Waldarten erst solche, die auch xerotherme Haine bewohnen können (*Cochlodina laminata*, *Merdigera obscura*). Gleichzeitig breiten sich Elemente der borealen Taiga aus (*Discus ruderatus*, *Perpolita petronella*, *Vertigo substriata*, später lokal *Clausilia cruciata*). *Clausilia dubia* ist weit verbreitet.

Der gesamte Zeitabschnitt ist gekennzeichnet durch die etappenweise Einwanderung wärme- und feuchtigkeitsbedürftiger Arten, meist Waldarten s. str., die aber nirgends höhere Anteile erreichen. Heliophile Arten sind beherrschend. Der Wald breitet sich aus, doch bleiben überall offene Flächen verschiedener Größe, wo sich einige xerotherme Elemente ausbreiten können.

Wichtig für die Entwicklung dieses Zeitabschnittes sind Dauchlager mit mächtigen altholozänen Schichtpaketen, die reiche, von hygrophilen Elementen beherrschte Faunen enthalten (Malý dolík, Štajgrovka, Čierna dolina etc.).

Es ist eine Phase der schnellen und progressiven Entwicklung, die in der Anfangszeit auch offenbar eine kältere Oszillation umfasst hat. In der Endphase entfalteten sich die wärme- und feuchtigkeitsliebenden Mollusken-Gemeinschaften. Dazwischen liegen intensive standörtliche Veränderungen, die durch ökologisch unausgeglichene, hetero-

gene Übergangsfaunen gekennzeichnet sind. Die Grenze zwischen Präboreal und Boreal ist unscharf und approximativ. Dort, wo die Waldgemeinschaften bald eingezogen sind, ist der Abschnitt mit deutlichem Anteil an anspruchsvollen Waldbewohnern dem Boreal vergleichbar. Die vorangehende, meist kurze Periode mit genügsamer Fauna entspricht dem Präboreal (etwa IVa Friesland und IVb-Jüngste Dryaszeit nach BEHRE 1978).

Tabelle 3 in LOŽEK (1982: 86) enthält eine reiche boreale Mollusken-Gemeinschaft aus Kalkmullgleyboden von Hurychův dolec (Schicht 7) bei Sedlec (Ostböhmen); mit massenhaft *Vallonia costata*, viel *Carychium tridentatum*, *Perpolita hammonis*, *Cochlicopa lubrica*, *Aegopinella minor*.

Abfolgen von Präboreal bis rezent bringen die Tabellen 7 (90–92) und 8 (93–95) in derselben Arbeit.

KÖNIGSWALD & RÄHLE (1975: 159–160) berichten über die Fundstelle Euerwanger Bühl bei Greding; „Schwarze Wand“ (Fränkischer Jura; Verfüllung eines vom Hauptraum nach NO abgehenden Höhlenarmes); liegender Komplex F (Rothirsch, Kleinsäuger [wärmeliebende Arten des Postglazials dominieren schon; alle glazialen Komponenten fehlen]). – Je 1 Individuum *Discus ruderatus*, *Clausilia dubia*, *Fruticicola fruticum*; die erstere und *Pitymys subterraneus* lassen nur die Eingrenzung auf Alt- und Mittelholozän zu.

Komplexe E und D (1–2 m über dem Komplex F); Komplex C stammt aus den gleichen holzkohleführenden Lagen, etwa 3 m weiter nordöstlich (KÖNIGSWALD & RÄHLE 1975: 160–163): Die Kleinfauna ist den Autoren zufolge möglicherweise vermischt, stammt aber wahrscheinlich großteils aus Komplex C. Alle drei Komplexe liegen ^{14}C-Daten nach innerhalb des 10. Jahrtausends BP:

Absolute Daten (Holzkohle) (KÖNIGSWALD & RÄHLE 1975: 176, Abb. 8):

E (H 3603-2759): 9.790 ± 100 a BP

D (H 3602-2758): 9760 ± 90 a BP

C (H 3605-2777): 9.225 ± 110 a BP

C (H 3605-2760): 9.390 ± 190 a BP

Großsäuger (E, D): Wolf, Dachs, Rothirsch, Reh, Ur. Die Kleinfauna aus Komplex C geht auf Gewölle zurück (siehe obige Bemerkung: möglicherweise stammen einige Funde aus D und E). Es ist eine reine Holozänfauna mit Vorherrschen von *Clethrionomys glareolus* (wie in Komplex F), und anderen holozänen Leitarten (*Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *Pitymys subterraneus*). *Microtus agrestis* ist etwa gleich häufig wie *M. arvalis*; weiters *Arvicola* (dazu siehe Kommentare in KÖNIGSWALD & RÄHLE 1975: 161–163, Abb. 2). – Gastropoda: Nur 1 Individuum *Fruticicola fruticum*. – Zeitliche Einstufung: Altholozän.

Komplex B (KÖNIGSWALD & RÄHLE 1975: 163–164): In einer Spalte an der Nordwand der „Schwarzen Wand“; stratigraphisch uneinheitlich; ^{14}C-Datierung: 9.190 ± 90 a BP. Die Kleinsäugerfauna (wahrscheinlich aus Gewöllen) ist altholozän. An Gastropoden waren nur 8 Exemplare *Fruticicola fruticum* und 4 Exemplare *Euomphalia strigella* enthalten.

In der Fundstelle Felsställe bei Mühlen (Alb-Donau-Kreis) würden der Horizont 2b und der Übergangsbereich 2b/2a3 in das Präboreal oder ins ältere Boreal zu stellen sein (RÄHLE 1987a: 273).

Vergleiche dazu die Ergebnisse über die dortige Kleinsäugerfauna von STORCH (1987: 276–278): In GH2b dominiert die Rötelmaus; Eichhörnchen und Feldspitzmaus erscheinen. Dies setzt einerseits Wald, andererseits relativ warme, mehr offene Biotope voraus, d. h. allgemeine Erwärmung.

In GH2a3/2b tritt auch der Siebenschläfer auf, der für anspruchsvollere Laubmischwaldarten spricht. Der starke Rückgang der Rötelmaus gegenüber der Gelbhalsmaus bedeutet vordergründig geschlossene, hohe Baumbestände mit wenig Unterwuchs. Nordische Wühlmaus und Schermaus brauchen feuchte bis nasse, gut bedeckte Stellen. Diese Schicht wäre danach bereits ins ältere Boreal zu stellen.

Die Zone „S4", „*Carychium tridentatum-Agopinella-Vitrea* assemblage zone" (LIMONDIN 1995: 688; organische holozäne Silte mit mesolithischen Horizonten) von Fundstellen im nordfranzösischen Somme-Tal zeigt arten- und individuenreichere Faunen als die vorangegangenen Zonen: Die Waldarten und andere Thermophile nehmen gegenüber den Offenlandarten zu (*Carychium tridentatum*, *Discus rotundatus*, *Aegopinella*, *Vitrea contracta*, *Acanthinula aculeata*, *Clausilia bidentata*); vor allem *Pupilla muscorum* und *Vallonia pulchella* treten zurück, *V. costata* bleibt mäßig häufig.

Es werden zwei Subzonen, „S4a" und „S4b" unterschieden. Erstere ist durch den starken Rückgang von *Pupilla muscorum* und das Erscheinen schattenliebender Taxa (*Carychium tridentatum*, *Aegopinella*, *Vitrea contracta*) gekennzeichnet; *Vallonia costata* und *V. pulchella* bleiben erhalten. Letztere zeigt weiteren Abfall von *Pupilla muscorum*, auch von *Vallonia pulchella*, die Expansion der schattenliebenden Arten auf >25 % und das Vorkommen von *Discus ruderatus*.

LIMONDIN (1995: 696) verweist auch auf die frühestholozäne Zone („Zone a") von Holywell Coombe, England, die einen Rückgang der Offenlandarten, besonders *Pupilla muscorum*, zeigt, die Entwicklung der Mesophilen und das Erscheinen einiger Thermophiler wie *Carychium tridentatum*, *Vitrea* und *Aegopinella*. Die folgenden Zonen („b" und „c") enthalten von *Carychium tridentatum*, *Aegopinella* und *Discus* dominierte Waldfaunen. Ein wichtiges Charakteristikum der englischen Holozänsequenzen (Flixecourt, Hangest II und III) ist das Vorkommen von *D. ruderatus* und *D. rotundatus*: Erstere bezeichnet „Zone b" und erscheint in einer kurzen Zeitspanne zwischen etwa 9.500 und 8.500 Jahren BP (Frühes Boreal); letztere erscheint erstmalig um etwa 8.600 Jahre BP.

Die Elsbethener Thanatocoenosen entsprechen voll den für das Präboreal bekannten Angaben: Noch relativ geringe individuenmäßige Beteiligung der Waldarten, daher keine großflächigen zusammenhängenden Bewaldungen, doch beginnende Entwicklung in diese Richtung. Strauch- und Krautschicht gut entwickelt; die offenen und halboffenen Lebensräume teils mehr trocken (hohe Beteiligung von *Vallonia costata*, Präsenz der Gruppe „Sf"), teils mehr mesophil geprägt. Die Waldarten gehören noch einer eher genügsamen Gruppe an, fast durchgehend besteht Individuendominanz von *Discus ruderatus*. Sie können auch in Lichtgehölzen und Saumformationen leben; bei mittleren Feuchtigkeitsverhältnissen. Rasche und progressive standörtliche Entwicklungen haben intensive Habitatveränderungen zur Folge, die zum Teil durch Gemeinschaften mit Übergangscharakter dokumentiert sind.

5.2.6. Präboreal, ausklingende Phase

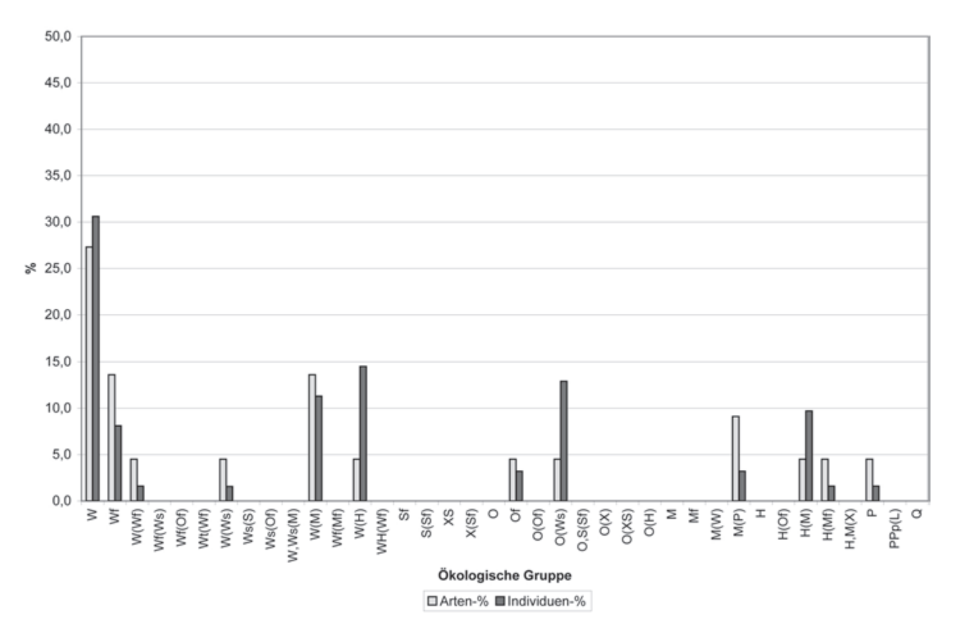


Abb. 26: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 20jF4.

Tab. 28: 20jF4, aus Grab II. – Abb. 26. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Knochenreste. Splitter, nicht mehr getrennt: 500–1000. Bemerkungen: 1 Individuum von *Cochlicopa lubrica* „aufgeätzt" (Verursacher unklar! Möglicherweise andere Schnecken; Arthropoden eher unwahrscheinlich).

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W: *Ena montana* (2), *Macrogastra plicatula* (6), *Discus ruderatus* (3), *Aegopinella nitens* (5), *Monachoides incarnatus* (2), *Isognomostoma isognomostomos* (1)	6 (27,3)	19 (30,6)
Wf: *Vertigo alpestris* (1), *Clausilia dubia* (1), *Neostyriaca corynodes* (3)	3 (13,6)	5 (8,1)
W(Wf): *Helicigona lapicida* (1)	1 (4,5)	1 (1,6)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (1)	1 (4,5)	1 (1,6)
W(M): *Vitrea* cf. *crystallina* (1), *Perpolita hammonis* (1), *Arianta arbustorum* (5)	3 (13,6)	7 (11,3)
W(H): *Petasina unidentata* (9)	1 (4,5)	9 (14,5)
„Offenland"		
Of: cf. *Chilostoma achates* (2 Embryonalschalen)	1 (4,5)	2 (3,2)
O(Ws): *Vallonia costata* (8)	1 (4,5)	8 (12,9)
„Mesophile Standorte"		
M(P): *Deroceras* sp. (2 Schälchen von 2 Arten; das eine fragmentiert, das andere dicker, 3,4 mmL:1,8 mm B)	2 (9,1)	2 (3,2)
„Feuchtbiotope"		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (6)	1 (4,5)	6 (9,7)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (1)	1 (4,5)	1 (1,6)
„Nassbiotope"		
P: *Euconulus praticola* (1)	1 (4,5)	1 (1,6)
Gesamt	22	62

Im Arten- und Individuenspektrum herrschen die Waldarten vor. *Carychium tridentatum* ist nur geringfügig (1,6 % der Individuen) vertreten, *Vallonia costata* mit 12,9 %. Das Gesamtbild der Thanatocoenose, der mittlere Artenreichtum, die geringen Individuenzahlen und die wenigen thermisch hochanspruchsvollen Elemente (im wesentlichen die Gruppe „W" s. str. ohne *Discus ruderatus*) lassen Bewaldung, bestehend aus Coniferen und einigen Laubhölzern, Felsbetonung, mittelfeuchte bis feuchte Gras-, Kraut- und Hochstaudengesellschaften sowie auch kleinräumige, trockene Rasenbiotope mit Gebüschen, eventuell Grasbewuchs am Fuß von Felsen annehmen. Besonders petrophil sind *Neostyriaca corynodes*, *Helicigona lapicida* (diese ist auch dendrophil) und *Chilostoma achates*, ebenso *Macrogastra plicatula* und *Clausilia dubia*.

Das Klima dürfte mäßig feucht und gemäßigt bis mild gewesen sein.

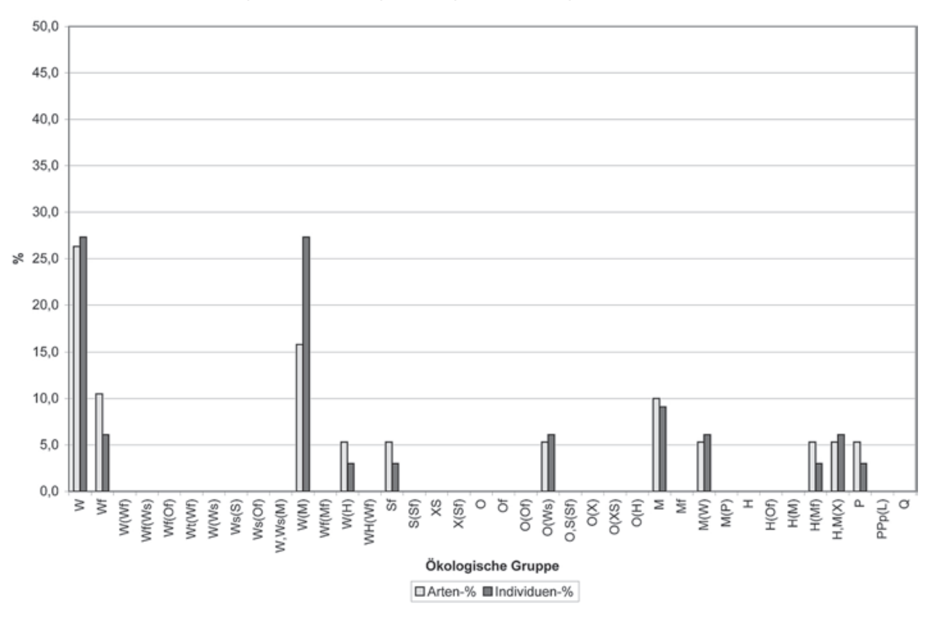


Abb. 27: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 20kF3(2).

Tab. 29: 20kF3 (2). – Abb. 27. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Kleinsäugerknochen und -zähne. Splitter, nicht mehr getrennt: 12.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W: *Ena montana* (1), *Macrogastra plicatula* (3), *Discus ruderatus* (2), *Aegopinella* sp. (2), *Causa holosericea* (1)	5 (26,3)	9 (27,3)
Wf: *Vertigo* cf. *alpestris* (1), *Clausilia dubia* (1)	2 (10,5)	2 (6,1)
W(M): *Vitrea crystallina* (3), *Perpolita hammonis* (3), *Arianta arbustorum* (3)	3 (15,8)	9 (27,3)
W(H): *Petasina unidentata* (1)	1 (5,3)	1 (3,0)
„Trockenbiotope"		
Sf: *Pyramidula pusilla* (1)	1 (5,3)	1 (3,0)
„Offenland"		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (2)	1 (5,3)	2 (6,1)
„Mesophile Standorte"		

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
M: *Vitrina pellucida* (1), *Trochulus hispidus* (2)	2 (10,5)	3 (9,1)
M(W): *Punctum pygmaeum* (2)	1 (5,3)	2 (6,1)
„Feuchtbiotope“		
H(Mf): *Carychium tridentatum* (1)	1 (5,3)	1 (3,0)
H,M(X): *Cochlicopa* sp. (2)	1 (5,3)	2 (6,1)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (1)	1 (5,3)	1 (3,0)
Gesamt	19	33

Der vorigen Thanatocoenose entsprechend.

Tab. 30: Sammeltabelle der ökologischen Gruppen.

	20jF4 (Grab II)		**20kF3 (2)**	
	A (%)	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**
W	6 (27,3)	19 (30,6)	5 (26,3)	9 (27,3)
Wf	3 (13,6)	5 (8,1)	2 (10,5)	2 (6,1)
W(Wf)	1 (4,5)	1 (1,6)	-	-
W(Ws)	1 (4,5)	1 (1,6)	-	-
W(M)	3 (13,6)	7 (11,3)	3 (15,8)	9 (27,3)
W(H)	1 (4,5)	9 (14,5)	1 (5,3)	1 (3,0)
Sf	-	-	1 (5,3)	1 (3,0)
Of	1 (4,5)	2 (3,2)	-	-
O(Ws)	1 (4,5)	8 (12,9)	1 (5,3)	2 (6,1)
M	-	-	2 (10,5)	3 (9,1)
M(W)	-	-	1 (5,3)	2 (6,1)
M(P)	2 (9,1)	2 (3,2)	-	-
H(M)	1 (4,5)	6 (9,7)	-	-
H(Mf)	1 (4,5)	1 (1,6)	1 (5,3)	1 (3,0)
H,M(X)	-	-	1 (5,3)	2 (6,1)
P	1 (4,5)	1 (1,6)	1 (5,3)	1 (3,0)

Trotz der geringen Individuenzahlen erinnern die Gemeinschaften im Gesamtbild an den präborealen Komplex, mit geringerer horizontaler Vegetationsgliederung im offenen bis halboffenen, trockenen Bereich. Die individuenmäßige Beteiligung von *Vallonia costata* ist viel geringer als bei diesem. Gemeinsamkeiten mit den borealen Gemeinschaften bestehen in der Dominanz der Waldarten und der günstigen Beteiligung der Standortsgruppe „W(M)“. Letzteres ist allerdings auch bei präborealen Gemeinschaften der Fall. Wesentliche Unterschiede gegenüber den als boreal eingestuften Faunen bestehen in der allgemein geringeren standörtlichen Differenzierung, in der geringeren Anzahl der Waldarten s. str. (6 und 5 gegenüber 6–11 Arten) und hinsichtlich der weit geringeren Anteile von *Carychium tridentatum*.

Der Klimacharakter dürfte gemäßigt bis mild und mäßig feucht gewesen sein. Zeitliche Einstufung: Wahrscheinlich der Übergang vom Präboreal zum Boreal, d.h. ausklingendes Präboreal.

5.2.7. Boreal, voll entwickelt

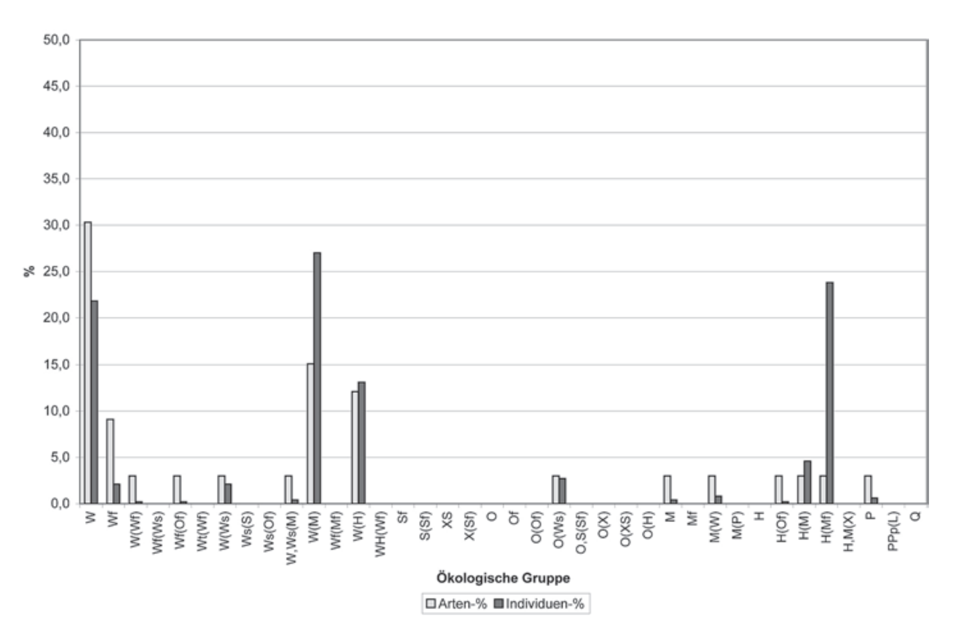


Abb. 28: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 20lG1.

Tab. 31: 20lG1. – Abb. 28. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Reste von Kleinsäugerzähnen, Insektenflügel, Holzkohlesplitter. Splitter, nicht mehr getrennt: mehrere 1000, Erhaltungszustand schlecht (stark korrodiert); vorherrschend: *Arianta arbustorum*, *Petasina unidentata*, *Aegopinella nitens*.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Platyla polita* (4), *Ena montana* (2), *Cochlodina laminata* (5), *Ruthenica filograna* (1), *Macrogastra plicatula* (3), *Discus ruderatus* (10), *Aegopinella pura* (1), *Aegopinella nitens* (68), *Monachoides incarnatus* (4), *Isognomostoma isognomostomos* (7)	10 (30,3)	105 (21,8)
Wf: Vertiginidae (1 Apex, nicht bestimmbar, rechtsgewundene Art), *Orcula* sp. (1), *Clausilia dubia* (8)	3 (9,1)	10 (2,1)
W(Wf): *Helicigona lapicida* (1)	1 (3,0)	1 (0,2)
Wf(Of): *Abida secale* (1)	1 (3,0)	1 (0,2)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (10)	1 (3,0)	10 (2,1)
W,Ws(M): *Helix pomatia* (2)	1 (3,0)	2 (0,4)
W(M): *Vitrea crystallina* (115), *Oxychilus* sp. (2 Embryonalschalen, nicht bestimmbar), *Perpolita hammonis* (2), Limacoidea (Schälchen, dick, 3,5 mm L:2,1 mm B; 1), Arianta arbustorum (10)	5 (15,1)	130 (27,0)
W(H): *Macrogastra ventricosa* (3), *Discus perspectivus* (7), *Semilimax semilimax* (4), *Petasina unidentata* (49)	4 (12,1)	63 (13,1)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (13)	1 (3,0)	13 (2,7)
„Mesophile Standorte“		
M: *Trochulus hispidus* (2)	1 (3,0)	2 (0,4)
M(W): *Punctum pygmaeum* (4)	1 (3,0)	4 (0,8)
„Feuchtbiotope“		
H(Of): *Columella* sp. (1)	1 (3,0)	1 (0,2)

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (22)	1 (3,0)	22 (4,6)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (115)	1 (3,0)	115 (23,8)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (3)	1 (3,0)	3 (0,6)
Gesamt	33	482

Eine arten- und individuenreiche Fauna, deren Arten- und Individuenanteil an Waldarten, darunter auch thermophiler Elemente bereits beträchtlich ist. Besonders zu erwähnen sind *Platyla polita*, die steinschuttreichen, lockeren Oberboden mit Falllaub und Spreu bewohnt, *Helicigona lapicida*, *Ruthenica filograna*, *Macrogastra plicatula* und *Cochlodina laminata* als dendrophile Arten, die an glattrindigen, bemoosten Stämmen (Rotbuche, Ahorn, Esche, auch Bergulme; siehe Anm. 17, 19, 21, 37 in der Besprechung der rezenten Fauna) hochkriechen; *Monachoides incarnatus* und *Petasina unidentata*, deren Jungtiere an (großblättrigen) Kräutern wie Brennnesseln, Pestwurz u. a. leben, die Erwachsenen in der Laub- und Nadelstreu; *Macrogastra ventricosa*, *Semilimax semilimax* und *Discus perspectivus* als bevorzugte Bewohner von ahorn- und eschendominierten feuchten Wäldern, mit Rotbuchen- und Coniferenbeimischung. Eine gut entwickelte Strauchschichte wird auch durch die Gruppe „W(M)“ mit 27 % der Individuen angezeigt. Auffallend ist auch der hohe Anteil an *Carychium tridentatum* (23,8 % der Individuen).

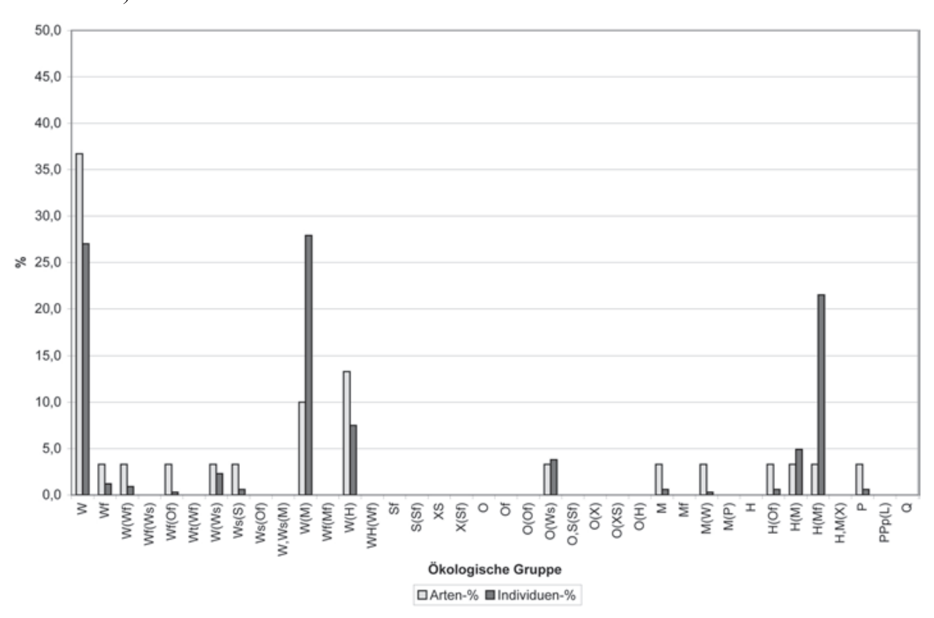


Abb. 29: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 19l/19kG3(6).

Als Lebensraum lässt sich ein Mischwald mit Fichte, Tanne, Buche, Ahorn, Esche, Bergulme, gut entwickelter Strauchschichte, auch saumartigen Beständen, lokal günstiger Krautschicht, skelettreichem Oberboden, rekonstruieren. Größere halboffene und offene, grasige, feuchte Areale waren vorhanden, eventuell auch eine Art von saumartig

entwickeltem Bach-Eschenwald (vor allem die Vertreter der Gruppe „W(H)", der hohe *Carychium*-Anteil und *Euconulus praticola* könnten dafür sprechen). *Vallonia costata* ist mit 2,7 % der Individuen stark in den Hintergrund getreten, damit auch die trockenen Graslandschaften.

Klimacharakter: mild, feucht; zeitliche Einstufung: vermutlich voll entwickeltes Boreal.

Tab. 32: 19l19kG3 (6). – Abb. 29. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Reste von (Kleinsäuger-)Knochen, 1 Zahn; Regenwurm-Kalkkonkremente (1). Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 2000, darin vorherrschend: *Petasina unidentata*, *Arianta arbustorum*, Clausiliidae. Bemerkungen: überwiegend juvenile Individuen bei *Aegopinella nitens*; die Umgangsfragmente von *Trochulus hispidus* und *Petasina unidentata* nicht immer eindeutig unterscheidbar, da die Haarnarben aufgrund der Korrosionserscheinungen nicht immer deutlich waren; bei *Punctum pygmaeum* ist der letzte Umgang von der Mündung her an der Oberseite „weggefressen" (räuberische Arthropoden?).

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte"		
W: *Platyla polita* (1), *Acanthinula aculeata* (1), *Ena montana* (8), *Cochlodina laminata* (4), *Macrogastra plicatula* (7), *Discus ruderatus* (8), *Aegopinella pura* (2), *A. nitens* (52), *Monachoides incarnatus* (5), *Isognomostoma isognomostomos* (2), *Causa holosericea* (3)	11 (36,7)	93 (27,0)
Wf: *Clausilia dubia* (4)	1 (3,3)	4 (1,2)
W(Wf): *Helicigona lapicida* (3)	1 (3,3)	3 (0,9)
Wf(Of): *Abida secale* (1)	1 (3,3)	1 (0,3)
W(Ws): Vertigo *pusilla* (8)	1 (3,3)	8 (2,3)
Ws(S): *Euomphalia strigella* (2)	1 (3,3)	2 (0,6)
W(M): *Vitrea crystallina* (82), *Perpolita hammonis* (3), *Arianta arbustorum* (11)	3 (10,0)	96 (27,9)
W(H): *Vertigo substriata* (1), *Macrogastra ventricosa* (2), *Semilimax semilimax* (5), *Petasina unidentata* (18)	4 (13,3)	26 (7,5)
„Offenland"		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (13)	1 (3,3)	13 (3,8)
„Mesophile Standorte"		
M: *Trochulus hispidus* (2)	1 (3,3)	2 (0,6)
M(W): *Punctum pygmaeum* (1)	1 (3,3)	1 (0,3)
„Feuchtbiotope"		
H(Of): cf. *Columella* sp. (2)	1 (3,3)	2 (0,6)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (17)	1 (3,3)	17 (4,9)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (74)	1 (3,3)	74 (21,5)
„Nassbiotope"		
P: *Euconulus praticola* (2)	1 (3,3)	2 (0,6)
Gesamt	30	344

Der vorigen Thanatocoenose völlig entsprechend, doch der Charakter noch ausgeprägter durch die Anwesenheit von *Acanthinula aculeata*, *Causa holosericea* und *Vertigo substriata*.

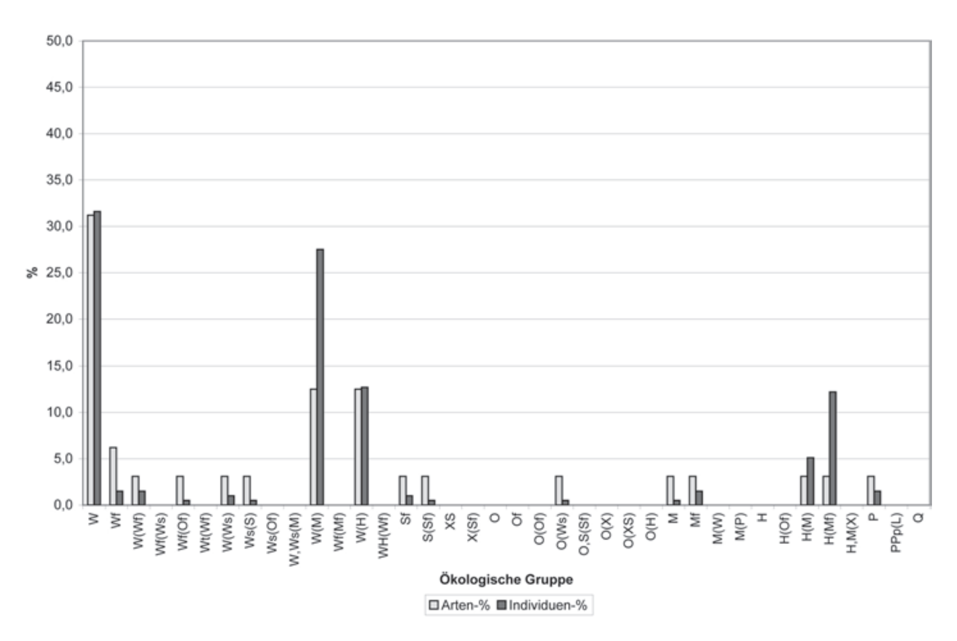


Abb. 30: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 19/20lG3(1).

Tab. 32: 19/20lG3 (1). – Abb. 30. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Reste von Kleinsäugerzähnen. Splitter, nicht mehr getrennt: 1000–2000, korrodiert. Bemerkungen: Die Umgangsfragmente von *Macrogastra plicatula* und *M. ventricosa* bzw. *Isognomostoma isognomostomos* und *Causa holosericea* nicht immer eindeutig zu trennen, aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Platyla polita* (3), *Ena montana* (3), *Cochlodina laminata* (3), *Macrogastra plicatula* (9), *Discus ruderatus* (3), *Aegopinella pura* (2), *Aegopinella nitens* (29), *Monachoides incarnatus* (2), *Isognomostoma isognomostomos* (4), *Causa holosericea* (4)	10 (31,2)	62 (31,6)
Wf: *Orcula* sp. (1), *Clausilia dubia* (2)	2 (6,2)	3 (1,5)
W(Wf): *Helicigona lapicida* (3)	1 (3,1)	3 (1,5)
Wf(Of): Vertiginidae (1 Apex, nicht bestimmbar, rechtsgewundene Art)	1 (3,1)	1 (0,5)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (2)	1 (3,1)	2 (1,0)
Ws(S): *Euomphalia strigella* (1)	1 (3,1)	1 (0,5)
W(M): *Discus rotundatus* (1), *Vitrea crystallina* (47), *Perpolita hammonis* (1), *Arianta arbustorum* (5)	4 (12,5)	54 (27,5)
W(H): *Macrogastra ventricosa* (3), *Semilimax semilimax* (2), *Discus perspectivus* (4), *Petasina unidentata* (16)	4 (12,5)	25 (12,7)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (2)	1 (3,1)	2 (1,0)
S(Sf): Pupilla sp., cf. *sterrii* (1)	1 (3,1)	1 (0,5)
„Offenland“		
O(Ws): Vallonia costata (1)	1 (3,1)	1 (0,5)
„Mesophile Standorte“		
M: *Trochulus hispidus* (1)	1 (3,1)	1 (0,5)
Mf: *Clausilia rugosa parvula* (3)	1 (3,1)	3 (1,5)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (10)	1 (3,1)	10 (5,1)

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (24)	1 (3,1)	24 (12,2)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (3)	1 (3,1)	3 (1,5)
Gesamt	32	196

Den beiden vorigen Thanatocoenosen entsprechend.

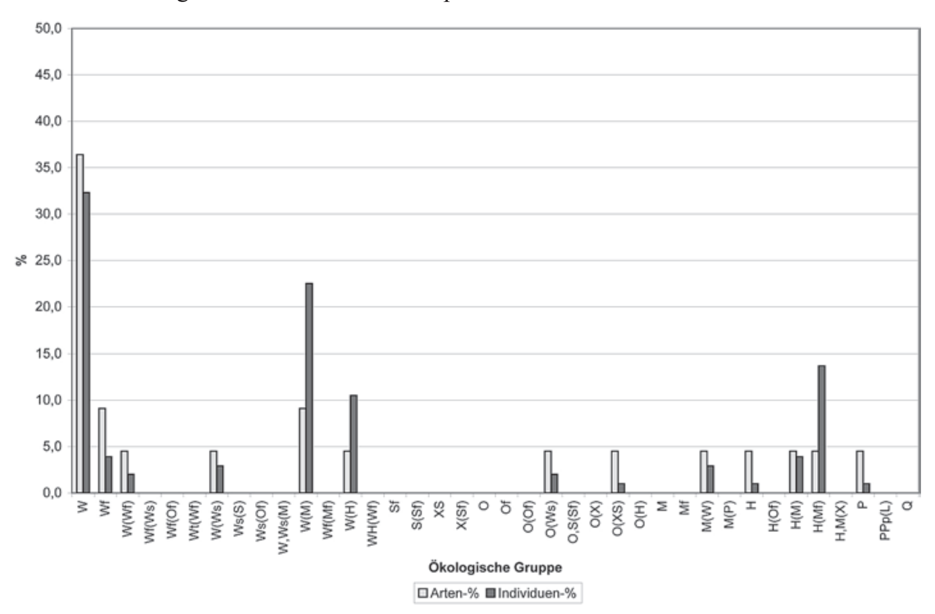


Abb. 31: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 20kF4(6).

Tab. 33: 20kF4 (6). – Abb. 31. Substratmenge: <1 l. Splitter, nicht mehr getrennt: etwa 100.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Acanthinula aculeata* (1), *Ena montana* (3), *Cochlodina laminata* (3), *Macrogastra plicatula* (5), *Discus ruderatus* (4), *Aegopinella nitens* (13), *Monachoides incarnatus* (1), *Causa holosericea* (3)	8 (36,4)	33 (32,3)
Wf: *Vertigo alpestris* (2), *Clausilia dubia* (2)	2 (9,1)	4 (3,9)
W(Wf): *Helicigona lapicida* (2)	1 (4,5)	2 (2,0)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (3)	1 (4,5)	3 (2,9)
W(M): *Vitrea crystallina* (15), *Arianta arbustorum* (8)	2 (9,1)	23 (22,5)
W(H): *Petasina unidentata* (11)	1 (4,5)	11 (10,8)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata* (2)	1 (4,5)	2 (2,0)
O (XS): cf. *Pupilla* sp. (1 unsicheres Fragment)	1 (4,5)	1 (1,0)
„Mesophile Standorte“		
M(W): *Punctum pygmaeum* (3)	1 (4,5)	3 (2,9)
„Feuchtbiotope“		
H: *Columella edentula* (1)	1 (4,5)	1 (1,0)
H(M): *Cochlicopa* sp., cf. *lubrica* (4)	1 (4,5)	4 (3,9)

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (14)	1 (4,5)	14 (13,7)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (1)	1 (4,5)	1 (1,0)
Gesamt	22	102

Eine etwas schwächere ausgeprägte Analogie der vorigen Thanatocoenosen.

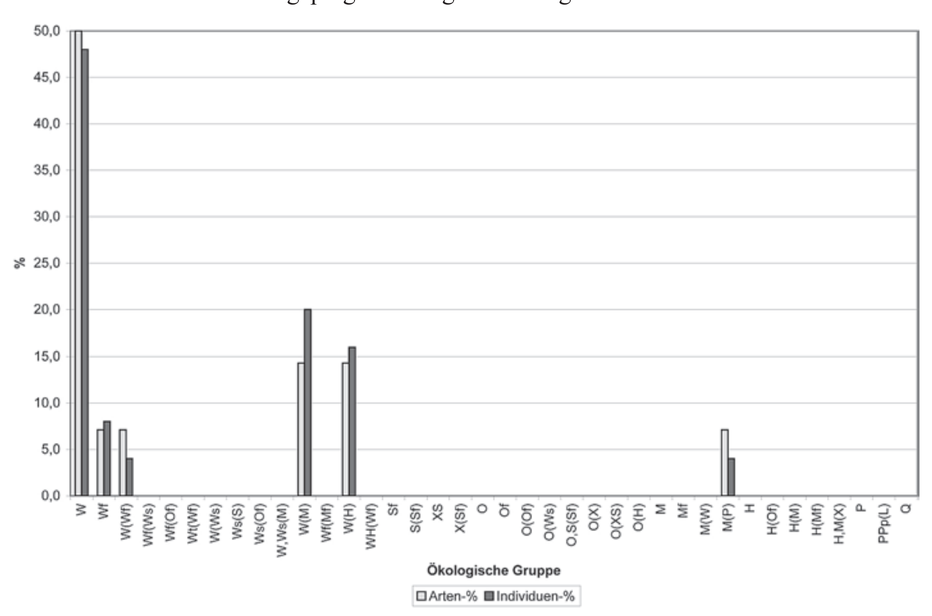


Abb. 32: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 87.30.1.

Tab. 34: 87.30.1. – Abb. 32. Substratmenge: <1 l. Beifunde: 2 Knochensplitter. Splitter, nicht mehr getrennt: 18.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Ena montana* (1), *Macrogastra plicatula* (3), *Discus ruderatus* (1), *Aegopinella nitens* (2), cf. *Aegopis verticillus* (1), *Monachoides incarnatus* (2), *Isognomostoma isognomostomos* (2)	7 (50,0)	12 (48,0)
Wf: *Clausilia dubia* (2)	1 (7,1)	2 (8,0)
W(Wf): cf. *Helicigona lapicida* (1)	1 (7,1)	1 (4,0)
W(M): *Vitrea crystallina* (2), *Arianta arbustorum* (3)	2 (14,3)	5 (20,0)
W(H): *Discus perspectivus* (1), *Petasina unidentata* (3)	2 (14,3)	4 (16,0)
„Mesophile Standorte“		
M(P): *Deroceras* sp. (Schälchen, ca. 3 mm L; dünn, Zuwachslinien kaum sichtbar; 1)	1 (7,1)	1 (4,0)
Gesamt	14	25

Den vorigen Gemeinschaften in der Aussage im wesentlichen entsprechend, obwohl arten- und individuenärmer.

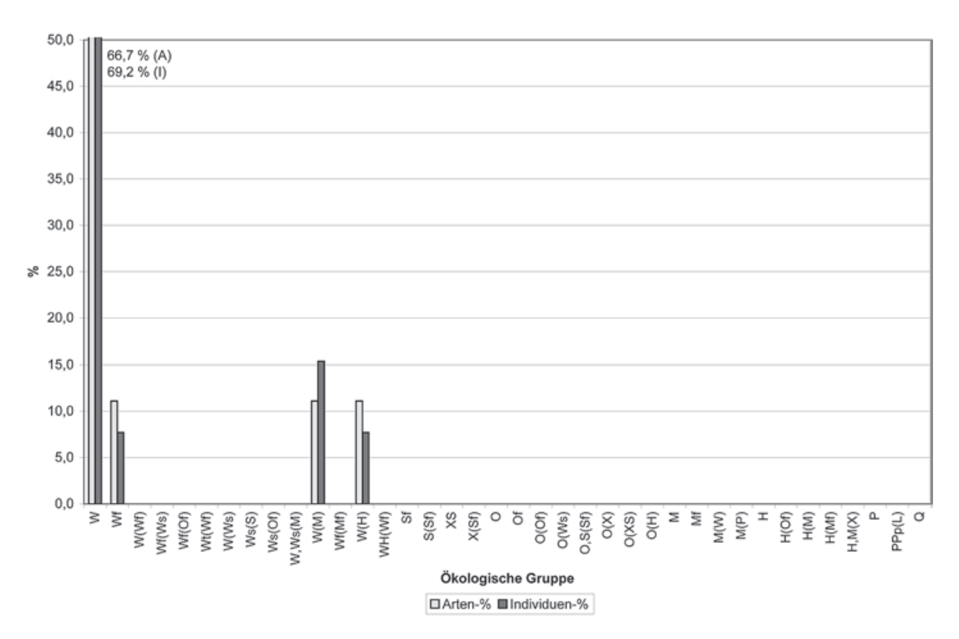


Abb. 33: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 20iF2A(4).

Tab. 35: 20iF2A (4). – Abb. 33. Substratmenge: <1 l. Beifunde: viele Knochenreste. Splitter, nicht mehr getrennt: 7.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W: *Ena montana* (2), *Cochlodina laminata* (1), *Discus ruderatus* (2), *Aegopinella nitens* (2), *Monachoides incarnatus* (1), *Isognomostoma isognomostomos* (1)	6 (66,7)	9 (69,2)
Wf: *Clausilia dubia* (1)	1 (11,1)	1 (7,7)
W(M): *Arianta arbustorum* (2)	1 (11,1)	2 (15,4)
W(H): *Petasina unidentata* (1)	1 (11,1)	1 (7,7)
Gesamt	9	13

Tab. 36, siehe Anhang, S. 213

Die Thanatocoenosen, vor allem die reichhaltigen, zeigen in ihren Grundzügen auffallende Übereinstimmungen: Der Anstieg der Waldarten s. str., relativ hohe Anteile der Standortsgruppe „W(M)" (15,4-27,9 %) und günstige Vertretung der Gruppe „W(H)" (7,7-16,0 %). Auch *Carychium tridentatum* ist zu einer wesentlichen Faunenkomponente geworden (12,2-23,8 % der Gesamtindividuen). Dem gegenüber ist *Vallonia costata* stark in den Hintergrund getreten (0,5-3,8 % der Individuen).

Die Verhältnisse sind deutlich günstiger als bei denen, die durch den präborealen Komplex angedeutet sind: Laubmischwald mit Coniferen, Kraut- und Strauchschichte, möglicherweise ist saumartig ein Bach-Eschenwald entwickelt. Günstige Oberbodenstrukturen (Falllaub und -streu, Steinschutt, wahrscheinlich Felsblöcke) und gute Bodenfeuchtigkeit sind ablesbar, ebenso die starke Einschränkung der offenen bis halboffenen Trockenbiotope.

Die Klimaverhältnisse dürften mild und feucht gewesen sein. Als zeitliche Einstufung ist ein voll entwickeltes Boreal anzunehmen. Die Artenfülle, die einem atlantischen und epiatlantischen Waldoptimum und damit rezenten Verhältnissen entsprechen würde, ist noch nicht erreicht.

Die Chronozone Boreal wird von KAISER (1993: 47, 56, fig. 21; Pollenzone V; ab Kote 487 m bis zum Ende des Profils; im Dättnau): mit einer starken Verminderung von *Pinus* korreliert, die durch die Baumarten aus den sich ausbreitenden Eichenmischwäldern und durch die Hasel zunehmend verdrängt wird (*Quercus*, *Ulmus*, *Betula*, *Corylus*, Cyperaceae). Siehe dazu auch LANG (1994: 87, 88, Tab. 4.1-6): Boreal (Stufe V nach FIRBAS 1949, 1954; Frühe Wärmezeit): 8.800/8.500–7.500 a BP.

Nach MAYER (1974: 241, 248, 253) drang *Picea* im Ostalpenraum schon im frühen Postglazial tief in die Kiefernwaldgesellschaften ein. In der montanen und tiefsubalpinen Stufe erfolgte die Ablösung der Kiefern- bzw. Zirbenwälder durch das Piceetum teilweise schon im Boreal. In den tiefen Lagen dominierte das Quercetum schon im ganzen Umkreis der Alpen. In den nördlichen Ostalpen, am Ost- und am Südrand der Alpen schloss an das Piceetum eine besonders am Nordrand der Ostalpen sehr breit ausgebildete Zone an, in der neben den Eichenmischwaldarten auch die Fichte vorkam (Piceo-Quercetum). Vom Westen her wanderte die Hasel ein; in den nördlichen Ostalpen war im zwischenalpinen Fichten-Tannenwaldgebiet ein boreales Haselmaximum in der Regel deutlich ausgebildet. *Abies* und *Fagus* wanderten erst viel später und etwa gleichzeitig, an der Wende Atlantikum/Subboreal (nach der klassischen Holozängliederung) ein.

Nach LOŽEK (1964: 79) fällt das Mesolithikum etwa in diesen Zeitabschnitt. Bezeichnend ist *Discus ruderatus*, die zwar schon früher auftritt, aber hier ihr Optimum erreicht und zum Ende dieser Phase hin rasch und weitgehend verschwindet. Sie kommt noch im älteren Atlantikum vor, begleitet von reichen Waldgesellschaften, doch *D. rotundatus* tritt mehr und mehr in den Vordergrund.

HORÁČEK & LOŽEK (1988: 75–88) bringen Tabellen holozäner Molluskenfaunensequenzen gemeinsam mit den entsprechenden Wirbeltierfaunen: Peskö-Höhle (SE-Slowakei; „Vistulian" bis subrezent, Schichten 9b-1; davon 7a, 7b = Präboreal-Boreal); Skalka nad Čihovou nad Karlštejn (Zentralböhmen; Schichten 9-0; davon 7 = Präboreal/Boreal); Kobyla-Západ (Zentralböhmen; Würm bis Spätholozän, Schichten 9–0; davon 7 = Präboreal, 6,5 = Boreal).

In der Chronologietabelle III-A von HORÁČEK & LOŽEK (1988: 95–98) werden Molluskenassoziationen („MZ = malacozone") und Vertebratensukzessionen („VZ = Holozene mammalianzone") mit wesentlichen Veränderungen der Umwelt und zeitlichen Einstufungen korreliert:

Für das Boreal („MZ C2" bzw. „VZ C2") zwischen 7000 und 7500 a BC heißt es: „Expansion of *Granaria frumentum* and locally *Truncatellina costulata*. Steppe elements (*Helicopsis striata*-association, *Clausilia dubia*, *Pupilla sterrii* etc.) remain still very important". „Regular occurrences of *Sicista* cf. *betulina*, *Muscardinus avellanarius*, *Micromys minutus*. *Sorex araneus*, *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus* (*Sylvaemus*) spp. increasingly become subdominant." „Abrupt warming."

Und zwischen 6000 und 7000 a BC: „Main body of malacofauna as in C1 with boreal taiga elements as *Vertigo substriata*, *Nesovitrea* (= *Perpolita*) *petronella* and *Clausilia cruciata*. Gradual immigration of light woodland species as *Helix pomatia*, *Aegopinella*

minor, *Cochlodina laminata*, *Ena* (= *Merdigera*) *obscura* etc.“ – „Considerable increase in the number of species; *M. arvalis* becomes increasingly dominant, maximum spread of *M. agrestis*; *M. gregalis* (and other glacial forms) absent or rare in the Morav. Karst and Bohemia.“ – „Important increase in humidity. Beginning of climatic optimum. Woodland and warm chernozem steppe expand simultaneously.“

KÖNIGSWALD & RÄHLE (1975: 164–169, Abb. 5, Tab. 6) berichten über die Fundstelle Euerwanger Bühl bei Greding, Komplex A im hinteren Teil der „Schwarzen Wand“ (unterer Abschnitt: A2 mit ^{14}C: 8790 ± 110 a BP, vgl. Abb. 8: 176; oberer Abschnitt: A1): Die Säugetierfauna ist rein holozän geprägt, als zusätzliche Leitart ist *Crocidura leucodon* enthalten. Während sich die Säugetierfauna grundsätzlich wenig gegenüber den Horizonten F und C verändert, kommt es zu einem deutlichen Wandel in der Gastropodenfauna: Der Abschnitt A2 enthält eine „*Discus ruderatus*“-Fauna mit geringen Zahlen *D. rotundatus*; in A1 dagegen sind beide gleich häufig. Die Autoren sehen hier mit großer Wahrscheinlichkeit das plötzliche Zurücktreten von *D. ruderatus* dokumentiert, das zwischen dem älteren und jüngeren Atlantikum von LOŽEK (1964) für die ehemalige ČSFR angesetzt wird, und für das klimatische Gegebenheiten, möglicherweise auch die Konkurrenz neu zuwandernder (süd- und westeuropäischer) Arten (ANT 1965, zit. ex KÖNIGSWALD & RÄHLE 1975: 165) verantwortlich gemacht werden könnten. Ob dies auch für Süddeutschland relevant ist, müsste bestätigt werden (s. später), da zwischen dem frühborealen Horizont A2 und dem überlagernden Horizont A1 keine Sedimentationslücke feststellbar war. *Discus ruderatus* müsste in bestimmten süddeutschen Gebieten demnach früher verschwunden sein.

In Horizont A2 ist neben *D. ruderatus Clausilia dubia* stark dominant. Eine größere Zahl xerothermophiler (meist) Offenlandarten sind vertreten: *Cochlicopa lubricella*, *Granaria frumentum*, *Chondrula tridens*, *Vitrea contracta*, *Euomphalia strigella*; dazu noch weniger anspruchsvolle Waldarten wie *Acanthinula aculeata*, *Discus rotundatus*, *Cochlodina laminata*, *Merdigera obscura*, *Limax cinereoniger*, *Aegopinella* sp., *Monachoides incarnatus*. Hochthermophil ist *Helicodonta obvoluta*. Der Lebensraum wird als relativ trockener, mit Lichtungen durchsetzter Waldbiotop angenommen. Die Anwesenheit von *Zebrina detrita* und *Xerolenta obvia* wird diskutiert, doch hat sich durch die Untersuchungen von FRANK (2006: 564–568; Karte 248) gezeigt, dass zumindest die letztere bereits in älteren Faunenkontexten in Österreich anzutreffen ist, als bislang vermutet. Die vorliegende und andere boreale Faunen (Falkenstein bei Thiergarten, Burghöhle bei Dietfurt, mit *Truncatellina callicratis* und *Jaminia quadridens*), könnten auf einen sehr warm-trockenen, kurzen Abschnitt im Boreal hindeuten. – Relativ zahlreich tritt *Perpolita petronella* auf, deren Verbreitungsschwerpunkt in Mitteleuropa eine Parallele zu dem von *Discus ruderatus* darstellt.

In Horizont A1 sind *D. ruderatus* und *D. rotundatus* gleichermaßen häufig vertreten. *Isognomostoma isognomostomos* tritt auf. Der Waldartenanteil steigert sich von nicht ganz einem Viertel (A2) auf ein Drittel (A1), der der Offenlandarten geht von einem Viertel (A2) auf etwa ein Sechstel (A1) zurück. Die thermo- und hygrophilen Holozänarten betragen in Horizont A1 42,7 % der Individuen (in A2 nur 8 %), die mehr oder weniger indifferenten 50 % (gegenüber 33,3 % in A2). Mediterrane Elemente fehlen. Insgesamt wird von den Autoren auf deutliche Feuchtigkeitszunahme und stärkere Bewaldung geschlossen. An Holzkohlen wurden bestimmt: *Pinus* (in A2 und A1 dominant mit mehr als 50 %), *Quercus*, *Acer*, *Ulmus*, *Corylus*, Pumoideae, *Rhamnus*, *Betula*, *Salix*.

Ein weiterer Vergleich ergibt sich aus der Fundstelle Euerwanger Bühl, Komplex R (KÖNIGSWALD & RÄHLE 1975: 169, 172–174, Tab. 6 und 7, Abb. 3–6): Im hintersten Teil der „Schwarzen Wand" in einem Sedimentblock; die abgetragenen Schichten entsprechen Abschnitt A2 der vorigen Fundstelle und tieferen Lagen. Bezeichnung der Schichten von oben bis unten: RI bis RVII. Die Säugetierfauna ist rein holozän, diesmal auch mit *Sciurus vulgaris*. In allen Schichten dominiert bei den Gastropoden *Discus ruderatus*. Wie in Komplex A der vorigen Fundstelle treten Waldarten einerseits und Steppen- bzw. Offenlandarten andererseits nebeneinander auf. Die letzteren beiden dürften in erster Linie offene Kalkfelsen besiedelt haben. Die dritte ökologische Einheit von RVII bis RIII bilden hygrophile Kleinarten, vor allem Carychien. – Der Komplex R konnte in vier ökologische Zonen gegliedert werden:

In RVII fehlen anspruchsvolle Holozän-Arten. *Perpolita petronella* tritt als Begleiterin von *Discus ruderatus* auf. Artenmäßig machen die Offenlandarten wie *Vertigo pygmaea*, *Pupilla muscorum*, *Granaria frumentum*, Vallonien, *Chondrula tridens* 33,3 %, individuenmäßig 29,4 % der Gesamtfauna aus. *Clausilia dubia* tritt zahlreich auf. Die Autoren sprechen sich dafür aus, dass RVII in einer Zeit geringerer Bewaldung abgelagert worden ist als A2 und die Klimaverhältnisse für die Entwicklung einer anspruchsvolleren Fauna noch nicht ausreichend waren.

Die Faunen aus RVI und RV sind weitgehend übereinstimmend; *Discus ruderatus* dominiert mehr als in RVII (41,8 % bzw. 36,6 % der Individuen gegenüber 25,5 % in RVII); Steppen-, Fels- und Offenlandbewohner sind etwas geringer repräsentiert. Als etwas anspruchsvollere Elemente treten *Carychium tridentatum*, *Acanthinula aculeata*, *Merdigera obscura*, *Aegopinella pura*, *Limax cinereoniger* auf, doch ihr Anteil an der Gesamtfauna ist gering (1,9 bzw. 5,3 % der Individuen, 16,7 bzw. 16,0 % der Arten). Insgesamt ist eine leichte Klimaverbesserung ersichtlich. Auch die individuenreicheren Faunen aus RIV und RIII stimmen weitgehend überein: *Discus ruderatus* bleibt stark vertreten; hoch beteiligt sind die Xerothermophilen wie *Cochlicopa lubricella*, *Truncatellina cylindrica*, *Granaria frumentum*, *Abida secale*, *Chondrula tridens*, *Vitrea contracta*, *Euomphalia strigella* (fast 12 bzw. fast 20 % der Individuen). *Zebrina detrita* tritt wie auch in A2 auf; in RIV zusätzlich *Cecilioides acicula*. Thermo- und hygrophile Holozänarten (*Carychium tridentatum*, *Acanthinula aculeata*, *Merdigera obscura*, *Discus rotundatus*, *Aegopinella pura*, *Aegopinella* sp., *Limax* sp., *Monachoides incarnatus*, *Cepaea hortensis*) machen 26,5 bzw. 25,8 % der Arten und 8,3 bzw. 6,0 % der Individuen aus. Den Autoren zufolge dürften die Komplexe A und R ungefähr zu einer selben Phase stärkerer Erwärmung im Altholozän abgelagert worden sein.

Die obersten Schichten RII und RI sind arten- und individuenarm. *Discus ruderatus* ist mit 55,1 bzw. 72,7 % der Individuen hochdominant. Die Xerothermophilen und *Clausilia dubia* treten stark zurück; ausgesprochen südliche Elemente fehlen. Die thermophilen und hygrophilen Holozänarten sind durch weniger, eher anspruchslose Komponenten (*Aegopinella* spp., *Discus rotundatus*, *Limax* sp.) mit durchschnittlich 13,25 % der Individuen vertreten. Alles in allem werden diese Faunen als verarmte, anspruchslose Waldfaunen interpretiert, die in feuchteren und kühleren Bedingungen gelebt haben als die Faunen aus RIV und RIII.

In RVI und RV dominiert *Pinus* mit mehr als 50 %, der Rest wird fast nur durch Pumoideae und *Quercus* gebildet. In RIV bis RI tritt *Pinus* stark zurück, *Quercus* erreicht mehr als 80 %. Dazu kommen weitere Eichenmischwaldarten: *Fraxinus*, *Acer*, *Ulmus*,

Corylus, *Rhamnus*. Dieser obere Profilabschnitt wird ins späte Boreal oder Atlantikum eingestuft. Die Autoren machen auf die faunistisch gute Korrlierbarkeit der Komplexe R und A aufmerksam, die im Gegensatz zu der unterschiedlichen Holzkohlenzusammensetzung steht (Ursachen?).

Nach RÄHLE (1983b: 33) enthalten die älteren archäologischen Horizonte IIF6–IIF4 der Grabung Helga-Abri bei Schelklingen (Alb-Donaukreis) hinsichtlich des Feuchtigkeitsbedarfes relativ anspruchslose Faunen; auch die Waldelemente sind noch zahlenmäßig im Hintergrund. Mehr als 50 % der Individuen werden von Kalkfelsenbewohnern repräsentiert, begleitet von *Vertigo alpestris*, *Vallonia costata*, *Helicigona lapicida*. *Jaminia quadridens*, heute westeuropäisch-mediterran und in der Schwäbischen Alb fehlend, ist dort vor allem aus borealen Faunen bekannt; auch aus dem Spätglazial (Felsställe, Geißenklösterle) ist sie bekannt geworden. Sie gehört wie *Eucobresia nivalis* zu den bemerkenswerten Arten dieser Faunen. *Discus ruderatus* und *Perpolita petronella* treten individuenreich auf (heute in der Schwäbischen Alb selten); dazu *Chondrina arcadica clienta* und *Discus perspectivus*, deren rezentes Areal viel weiter östlich liegt. Die Wald- und Gebüschbewohner machen 50 bis fast 60 % der Gesamtarten aus, individuenmäßig jedoch nur 12–16 %. RÄHLE (1983b) schließt auf ein kontinental abgewandeltes Allgemeinklima mit lichtem Baumbestand. Holzkohlen- und Pollenanalysen ergaben das Vorherrschen der Kiefer, dazu Hasel und Eiche; weiters Ahorn, Birke, Esche, Linde, Pappel, Ulme. Aus der Gesamtheit der Befunde wird auf ein früh boreales Alter dieser Horizonte geschlossen.

Laut RÄHLE (1983b: 33–35) hat der archäologische Horizont IIF3 der Grabung Helga-Abri bei Schelklingen Übergangscharakter, während die Faunen aus IIF2 und IIF1 einander sehr ähnlich sind. – ^{14}C aus IIF2: 8230 ± 40 a BP (= Boreal).

In den beiden letztgenannten Horizonten machen die Waldarten s. l. 36–43 % der Individuen aus; die Felsbewohner gehen auf 30–40 % zurück. Die Artenspektren lassen die Entstehung einer montanen Feuchtwaldgesellschaft erkennen. Unter den Waldelementen dominieren *Platyla polita*, *Discus rotundatus*, *Aegopinella*-Arten, *Vitrea crystallina*, *Cochlodina laminata*, *Macrogastra attenuata lineolata*, *M. plicatula* u. a. Clausilien.

Die Besonderheit der Fauna ist *Clausilia bidentata* (AHIIF2); atlantisch; heute in Mittel- und Norddeutschland sowie im äußersten Westen verbreitet. – *Discus ruderatus* wird im Horizont IIF2 von *D. rotundatus* verdrängt, die in der Waldfauna dominierend wird. Der Rückgang dieser Art aus weiten Teilen Mitteleuropas während des Holozäns ist ein bedeutendes Ereignis dieses Gebietes und wird mit dem Klimawechsel am Übergang vom Boreal zum Atlantikum in Verbindung gebracht – es wird zunehmend atlantisch. Dem vorliegenden ^{14}C-Datum nach wäre zu schließen, dass zumindest im heutigen Süddeutschland dieser Rückgang schon im jüngeren Boreal einsetzte (RÄHLE 1983b). Diese Ergebnisse bestätigen die von KÖNIGSWALD & RÄHLE (1975) angestellten Überlegungen hinsichtlich der Faunen vom Euerwanger Bühl bei Greding.

Parallel dazu ist in der Fauna des Horizontes IIF2, besonders von IIF1 der Wechsel in der Dominanz der beiden kalksteten *Chondrina*-Arten gegeben: Die westliche *C. avenacea* nimmt den Platz der östlichen *C. arcadica clienta* ein.

Der Rückzug östlicher Arten gegenüber den westlichen Elementen spielt sich in unterschiedlichen Biozönosen ab, daher ist RÄHLE (1983b) der Ansicht, dass dafür makroklimatische Veränderungen – eben ein Übergang von kontinental zu mehr atlantisch geprägtem Klima – verantwortlich zu machen seien. In der Vegetation dominiert noch die

Kiefer; die Hasel und die Eichenmischwaldelemente nehmen gegenüber den Horizonten IIF6-IIF4 leicht zu.

Im oberen Profilabschnitt GH2a3-2a2 der Grabung Felsställe bei Mühlen, Stadt Ehingen (Alb-Donau-Kreis) nehmen die thermo- und hygrophilen Elemente zu (RÄHLE 1987a: 269–270, Abb. 1B, Tab. 2), vor allem individuenmäßig die Waldarten. Hochhygrophile sind *Clausilia cruciata*, *Macrogastra attenuata lineolata*, *Isognomostoma isognomostomos*. Ein feuchter Bergwald mit aufgelichteten, felsigen Stellen (*Fruticicola fruticum*, *Euomphalia strigella*, *Helix pomatia*) ist anzunehmen. Auf den Felsen dürften Vallonien, *Granaria frumentum*, *Jaminia quadridens*, *Candidula unifasciata* und *Helicella itala* gelebt haben.

Nur die Horizonte im Liegenden von GH2a2 sind einigermaßen ungestört, im oberflächennahen Bereich ist mit jüngeren Vermischungen zu rechnen (mittelalterliche und römerzeitliche Gefäßfragmente neben den neolithischen; RÄHLE 1987a: 272–273). Weitgehende Übereinstimmungen der Fauna aus GH2a3 mit denen aus den Schichten IIF2 und IIF1 vom Helga-Abri bei Schelklingen sind gegeben: Waldfauna, mit *Discus rotundatus*, *Aegopinella* spp., *Ena montana*, *Cochlodina laminata*, *Macrogastra plicatula* als Dominante; zahlreicher sind auch *Clausilia cruciata* und *Macrogastra attenuata lineolata*; *Discus ruderatus* ist bereits im Zurückweichen. Die zunehmende Bewaldungsdichte wird mit einem mehr atlantisch geprägten Allgemeinklima am Ende des Boreals in Zusammenhang gebracht. GH2a3 wird aufgrund der vielen Parallelen ebenfalls ins jüngere Boreal gestellt. Dafür sprechen auch frühmesolithische Artefakte (Beuronien C; ^{14}C: 8190 ± 65 a BP).

STORCH (1987: 278) stellt die Schichteinheit 2a3 in das jüngere Boreal, auch aufgrund der ^{14}C-Datierungen. Das Auftreten der Kurzohrmaus bedeutet die Zunahme feuchter, tiefgründiger Lebensräume, das des Hamsters auch das Vorhandensein offener, trockenerer, tiefgründiger Gebiete. Die Kleinsäugerfauna von GH2a2/2a3 schließt im Wesentlichen an die Verhältnisse von 2a3 an.

Auch hinsichtlich der borealen Faunen bestehen gute Übereinstimmungen der Elsbethener Befunde mit den Angaben aus der Literatur: Zunahme der Waldarten, vor allem der anspruchsvolleren Elemente, deutlicher Rückgang von *Discus ruderatus*, günstige Vertretung der Standortsgruppen „W(M)“ und „W(H)“; Anstieg von *Carychium tridentatum*, das im Atlantikum, vor allem im Epiatlantikum sein Maximum erreicht, bei gleichzeitigem Rückgang von *Vallonia costata* (an dieser nördlich-randalpinen Fundstelle offenbar etwas früher als in der Literatur angegeben).

Kraut- und Strauchschichte waren entwickelt; anspruchsvollere Laubhölzer dürften mehr und mehr bestandsbildend geworden sein. Damit entwickelte sich auch ein molluskenfreundlicher Oberboden mit entsprechender Struktur und chemischer Zusammensetzung, eine lockere Streuschicht und damit günstigere Bedingungen für die bodenbewohnenden Kleinarten.

Molluskenfreundlicher Rohhumus entsteht durch reichliche Anteile von Eschen-, Ulmen-, Ahorn-, auch Lindenfalllaub, sowie durch die Eichenmischwald-Begleiter wie die Hasel. Auch ermöglichen spätbelaubende Gehölze wie Esche, Eiche oder Ahorn die Bildung eines feucht-warmen Mikroklimas im Sommer, bzw. eine längere Belichtung des Waldbodens im Frühling. Die Arten der Krautschicht bieten den dünnschaligen Jungtieren von Hygromiiden Aufenthaltsmöglichkeiten und damit Entfernung vom Boden und möglichen Fressfeinden. Diese Entwicklungen gipfeln im atlantischen und epiatlantischen Waldoptimum.

5.2.8. Atlantikum

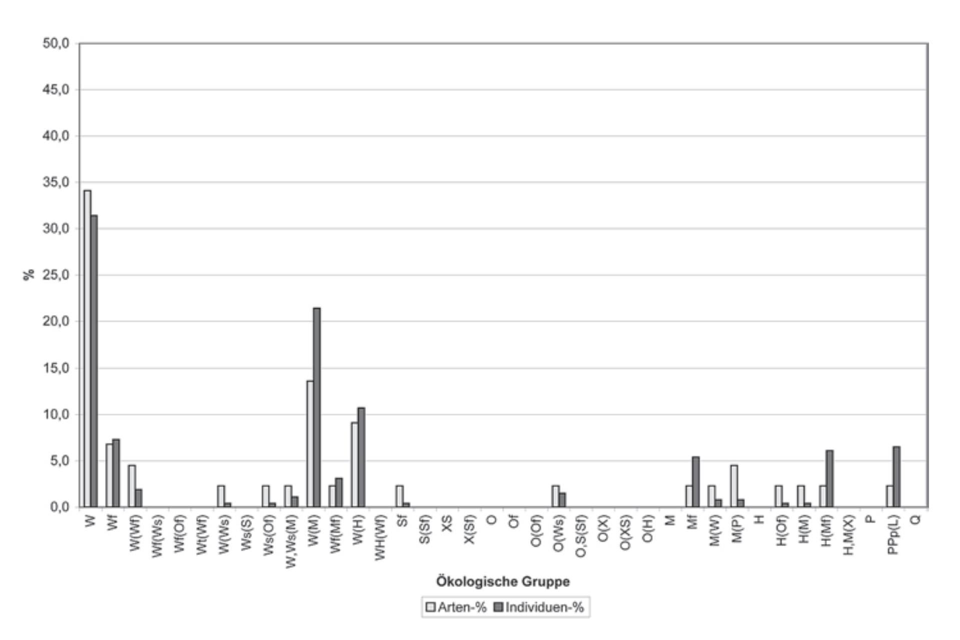


Abb. 34: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 6hE2.

Tab. 37: 6hE2. – Abb. 34. Substratmenge: 1000 g (0,6 l). Splitter, nicht mehr bestimmbar: 55. Beifunde: viele Holzkohlesplitter, größere und kleinere Knochensplitter, Kleinsäugerzähne, wenige pflanzliche Makroreste; Schnecken-Eier (1; rundlich, weißlich, fast glatt), Regenwurm-Kalkkonkremente (3). Bemerkungen: Einzelne Splitter angekohlt; 1 Exemplar *Vitrea diaphana* mit Ätzungsperforation.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Platyla* polita (1), *Pagodulina pagodula* (3), *Acanthinula aculeata* (2), cf. *Ena montana* (1), *Merdigera obscura* (1), *Cochlodina laminata* (5), *Ruthenica filograna* (5), *Macrogastra plicatula* (7), *Vitrea diaphana* (8), *Aegopinella pura* (1), *A. nitens* (mit cf.; 20), *Aegopis verticillus* (6), *Monachoides incarnatus* (16), *Isognomostoma isognomostomos* (3), *Causa holosericea* (3)	15 (34,1)	82 (31,4)
Wf: *Orcula dolium* (mit cf.; 16), *Vertigo* cf. *alpestris* (1), *Clausilia dubia* (2)	3 (6,8)	19 (7,3)
W(Wf): *Renea veneta* (3), *Helicigona lapicida* (2)	2 (4,5)	5 (1,9)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (1)	1 (2,3)	1 (0,4)
Ws(Of): Milacidae, Schälchen (1)	1 (2,3)	1 (0,4)
W,Ws(M): *Helix pomatia* (3)	1 (2,3)	3 (1,1)
W(M): *Discus rotundatus* (17), *Vitrea crystallina* (7), *Morlina glabra glabra* (1), Oxychilus sp. juv. (2), *Fruticicola fruticum* (8), *Arianta arbustorum* (16), *A. arbustorum* vel *Fruticicola fruticum* (5 Fragmente)	6 (13,6)	56 (21,4)
Wf(Mf): *Cochlostoma septemspirale* (8)	1 (2,3)	8 (3,1)
W(H): *Macrogastra ventricosa* (7), *Discus perspectivus* (6), *Semilimax semilimax* (1), *Petasina unidentata* (14)	4 (9,1)	28 (10,7)
[W(H)Wf: Clausiliidae, nicht bestimmbar (wahrscheinlich zu den identifizierten Arten gehörig; 12 Fragmente)]		

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Trockenbiotope“		
Sf: cf. *Pyramidula pusilla* (1)	1 (2,3)	1 (0,4)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (4)	1 (2,3)	4 (1,5)
„Mesophile Standorte“		
Mf: *Clausilia rugosa parvula* (14)	1 (2,3)	14 (5,4)
M(W): *Punctum pygmaeum* (2)	1 (2,3)	2 (0,8)
M(P): *Deroceras* sp., Schälchen (2 Arten; 1: dünn, fast glatt, ca. 4 mm L; 1: dick, ca. 2 mm L)	2 (4,5)	2 (0,8)
„Feuchtbiotope“		
H(Of): cf. *Columella* sp. (1)	1 (2,3)	1 (0,4)
H(M): *Cochlicopa* cf. *lubrica* (1)	1 (2,3)	1 (0,4)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (16)	1 (2,3)	16 (6,1)
„Nassbiotope“		
PPp(L): *Galba truncatula* (17)	1 (2,3)	17 (6,5)
Gesamt	44	261

Überwiegend inadulte Individuen lagen vor bei *Cochlostoma septemspirale*, *Galba truncatula*, *Discus rotundatus*, *D. perspectivus*, *Vitrea diaphana*, *V. crystallina*, *Aegopinella nitens*. Leicht korrodierte Umgangsfragmente von *Macrogastra plicatula/M. ventricosa* und *Fruticicola fruticum*/*Arianta arbustorum* waren nicht immer sicher zu trennen.

Eine artenreiche und hoch differenzierte Gemeinschaft, die einige thermisch anspruchsvolle Arten enthält (vor allem die Aciculidae *Platyla polita* und *Renea veneta*; weiters *Pagodulina pagodula*, *Ruthenica filograna* u. a.). Die Gesamtheit der Arten zeigt dichte Bewaldung (Mischwald, Laubholzbetonung, mit Rotbuche, Ahorn, Esche u. a.) mit Strauch- und Krautschicht, lockeren, feuchten Oberboden mit Streuschicht, Fallholz; auch Steine und/oder größere Felsblöcke. *Galba truncatula* verweist auf ein nahes kleines Gewässer. Offene oder halboffene Flächen waren nur kleinräumig vorhanden.

Klimaverhältnisse: warm, feucht.

Tab. 38: 6gF2. – Abb. 35. Substratmenge: 1000 g (0,75 l). Splitter, nicht bestimmbar: 50. Beifunde: Holzkohlesplitter, Knochenreste (u. a. Wirbel), vereinzelt Fisch-Schuppen; pflanzliche Makroreste; einzelne Schalensplitter angekohlt. Bemerkungen: Überwiegend inadulte Exemplare bei *Galba truncatula*, *Pyramidula pusilla*, *Vertigo pusilla*, *Orcula dolium*, *Cochlodina laminata*, *Macrogastra plicatula*, *Euconulus praticola*, *Discus rotundatus*. Nicht immer eindeutig zu trennen waren die Fragmente von *Macrogastra ventricosa*/*M. plicatula*, *Fruticicola fruticum*/*Arianta arbustorum*, *Isognomostoma isognomostomos*/*Causa holosericea*.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Platyla polita* (6), *Pagodulina pagodula* (1), *Ena montana* (3), *Cochlodina laminata* (mit cf.; 20), *Macrogastra attenuata* lineolata (1), *M. plicatula* (21), *Discus ruderatus* (2), *Aegopinella pura* (2), *A. nitens* (7), *Aegopinella* sp. embr. (13), *Aegopis verticillus* (7), *Monachoides incarnatus* (21), *Isognomostoma isognomostomos* (5), *Causa holosericea* (11)	13 (32,5)	120 (20,0)
Wf: *Orcula dolium* (mit cf.; 54), *Vertigo alpestris* (1), *Clausilia dubia* (10)	3 (7,5)	65 (10,8)
W(Wf): *Renea veneta* (1), *Helicigona lapicida* (1)	2 (5,0)	2 (0,3)

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
Wt(Wf): *Vitrea contracta* (1)	1 (2,5)	1 (0,2)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (4)	1 (2,5)	4 (0,7)
W,Ws(M): *Helix pomatia* (2)	1 (2,5)	2 (0,3)
W(M): *Discus rotundatus* (79), *Vitrea crystallina* (11), *Fruticicola fruticum* (11), *Arianta arbustorum* (23), *A. arbustorum* vel *Fruticicola fruticum* (10 Fragmente)	4 (10,0)	124 (20,7)
Wf(Mf): *Cochlostoma septemspirale* (2)	1 (2,5)	2 (0,3)
W(H): *Macrogastra ventricosa* (24), *Discus perspectivus* (9), *Semilimax semilimax* (3), *Petasina unidentata* (23)	4 (10,0)	59 (9,8)
[W(H)Wf: Clausiliidae, nicht bestimmbar (wahrscheinlich zu den identifizierten Arten gehörig; 51 Apices, 1 Fragment)]		
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (4)	1 (2,5)	4 (0,7)
„Mesophile Standorte“		
M: *Trochulus hispidus* (1)	1 (2,5)	1 (0,2)
Mf: *Clausilia rugosa parvula* (7)	1 (2,5)	7 (1,2)
M(W): *Punctum pygmaeum* (5)	1 (2,5)	5 (0,8)
M(P): Deroceras sp., Schälchen von 2 Arten (bis 5 mm Länge; 6)	2 (5,0)	6 (1,0)
„Feuchtbiotope“		
H(Mf): *Carychium tridentatum* (34)	1 (2,5)	34 (5,7)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (3)	1 (2,5)	3 (0,5)
PPp(L): *Galba truncatula* (159)	1 (2,5)	159 (26,5)
„Gewässer“		
Q: *Bythinella austriaca* (1)	1 (2,5)	1 (0,2)
Gesamt	40	599

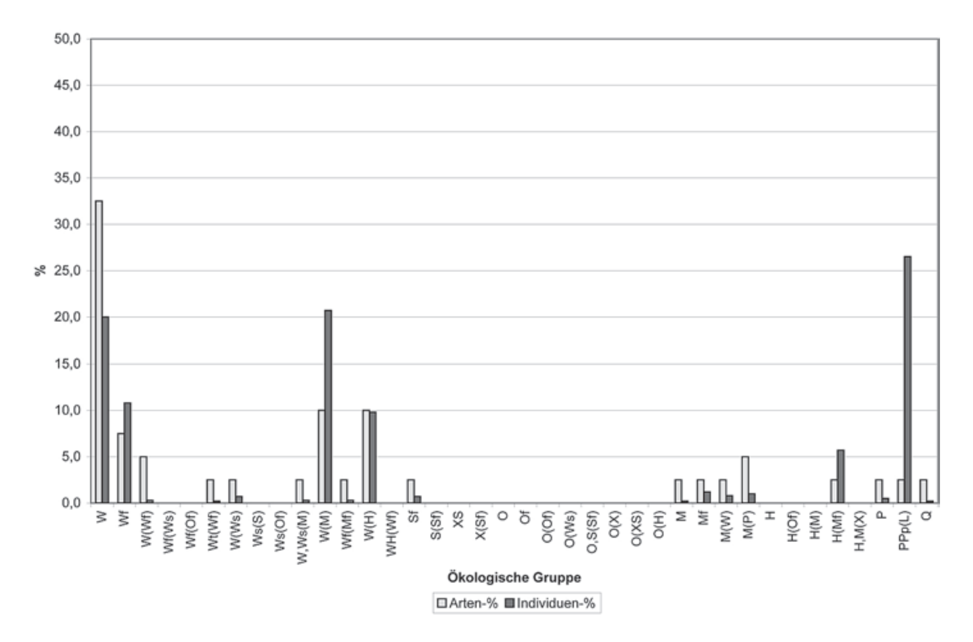


Abb. 35: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 6gF2.

Der vorigen Gemeinschaft weitgehend entsprechend, doch ist der Anteil an *Galba truncatula* wesentlich höher (26,5 % der Gesamtindividuen). Mit *Bythinella austriaca* ist auch eine Bewohnerin klarer, kalter Quellen vertreten; gelegentlich findet man sie in Flussgenisten und anderen aquatischen Lebensräumen. Vermutlich handelt es sich hier um eine Einschwemmung aus der Umgebung der Fundstelle.

Klimacharakter: warm, feucht.

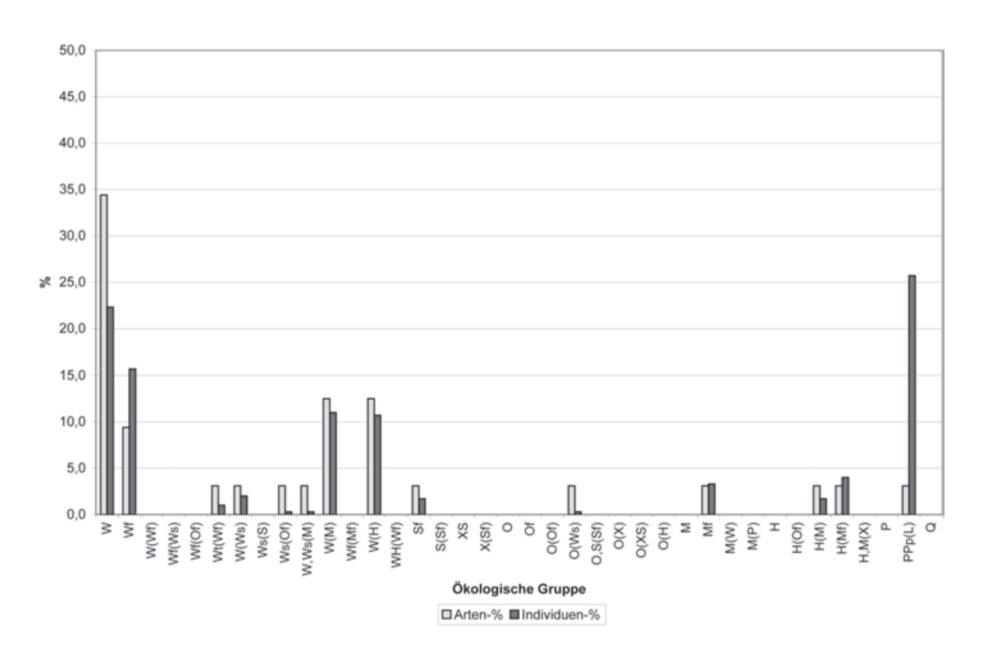


Abb. 36: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 6hG2.

Tab. 39: 6hG2. – Abb. 36. Substratmenge: 1000 g (0,75 l). Splitter, nicht mehr bestimmbar: 13. Beifunde: Holzkohlesplitter, kleine Knochenreste, Kleinsäugerzähne, einzelne pflanzliche Makroreste, 1? Epiphragmen-Fragment? (*Helix pomatia*?), Schnecken-Eier (1; rundlich, fast glatt, weißlich; mit Micropyle); einzelne Schalensplitter angekohlt. Bemerkungen: Überwiegend inadulte Individuen bei *Platyla polita*, *Galba truncatula*, *Macrogastra ventricosa*, *M. plicatula*, *Discus rotundatus*, *D. perspectivus*, *Aegopinella nitens*. Die Fragente *Fruticicola fruticum*/*Arianta arbustorum* nicht immer eindeutig zu trennen. Kräftige Axialrippen-Ausbildung bei *Cochlostoma septemspirale*.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Platyla polita* (8), *Cochlodina laminata* (6), *Ruthenica filograna* (1), *Macrogastra plicatula* (mit cf.; 10), *Discus ruderatus* (3), *Aegopinella pura* (2), *A. nitens* (mit cf.; 18), *Aegopis verticillus* (2), *Monachoides incarnatus* (10), *Isognomostoma isognomostomos* (1), *Causa holosericea* (6)	11 (34,4)	67 (22,3)
Wf: *Orcula dolium* (mit cf.; 36), *Vertigo alpestris* (4), *Clausilia dubia* (7)	3 (9,4)	47 (15,7)
Wf(Of): *Cochlostoma septemspirale* (1)	1 (3,1)	1 (0,3)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (6)	1 (3,1)	6 (2,0)

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
W,Ws(M): *Helix pomatia* (1)	1 (3,1)	1 (0,3)
W(M): *Discus rotundatus* (4), *Vitrea crystallina* (12), *Fruticicola fruticum* (7), *Arianta arbustorum* (10)	4 (12,5)	33 (11,0)
Wt(Wf): *Vitrea contracta* (3)	1 (3,1)	3 (1,0)
W(H): *Macrogastra ventricosa* (13), *Discus perspectivus* (1), *Petasina unidentata* (17), *P. edentula* (1)	4 (12,5)	32 (10,7)
[W(H)Wf: Clausiliidae, nicht bestimmbar (wahrscheinlich die enthaltenen Arten; 18 Apices, 3 Fragmente)]		
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (5)	1 (3,1)	5 (1,7)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (1)	1 (3,1)	1 (0,3)
„Mesophile Standorte“		
Mf: *Clausilia rugosa parvula* (10)	1 (3,1)	10 (3,3)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (5)	1 (3,1)	5 (1,7)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (12)	1 (3,1)	12 (4,0)
„Nassbiotope“		
PPp(L): *Galba truncatula* (77)	1 (3,1)	77 (25,7)
Gesamt	32	300

Den vorigen Gemeinschaften entsprechend.

Tab. 40: 6hH1. – Abb. 37. Substratmenge: 1000 g (0,75 l). Splitter, nicht bestimmbar: 8. Beifunde: Holzkohleflitter, kleine Knochenreste, pflanzliche Makroreste. Bemerkungen: Überwiegend inadulte Individuen bei *Platyla polita*, *Galba truncatula*, *Orcula* cf. *dolium*, *Discus rotundatus*, *Euconulus praticola*, *Vitrea crystallina*. Die Fragmente von *Fruticicola fruticum* und *Arianta arbustorum* nicht immer sicher zu trennen.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Platyla polita* (5), *Cochlodina laminata* (mit cf.; 2), *Ruthenica filograna* (1), cf. *Macrogastra plicatula* (4), *Discus ruderatus* (1), *Aegopinella nitens* (2), *Aegopinella* sp. *embr.* (6), *Monachoides incarnatus* (4), *Isognomostoma isognomostomos* (2), *Causa holosericea* (4)	10 (30,3)	31 (17,7)
Wf: *Orcula* cf. *dolium* (4), *Vertigo alpestris* (5), *Clausilia dubia* (2)	3 (9,1)	11 (6,3)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (4)	1 (3,0)	4 (2,3)
Ws(S): Hygromiidae, cf. *Euomphalia strigella* (1)	1 (3,0)	1 (0,6)
Ws(Of): Milacidae, Schälchen (dick; 1)	1 (3,0)	1 (0,6)
W(M): *Vitrea crystallina* (6), *Discus rotundatus* (4), *Fruticicola fruticum* (3), *Arianta arbustorum* (7)	4 (12,1)	20 (11,4)
W(H): *Macrogastra ventricosa* (mit cf.; 10), *Semilimax semilimax* (3), *Petasina unidentata* (6), *Petasina edentula* (1)	4 (12,1)	20 (11,4)
[W(H)Wf: Clausiliidae, nicht bestimmbar (wahrscheinlich die vorhandenen Arten; 11 Apices und Fragmente)]		
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (2)	1 (3,0)	2 (1,1)

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Mesophile Standorte“		
Mf: *Clausilia rugosa parvula* (4)	1 (3,0)	4 (2,3)
M(W): *Punctum pygmaeum* (7)	1 (3,0)	7 (4,0)
M(P): *Deroceras* sp., Schälchen (3 mm, Zuwachslinien sichtbar; 1)	1 (3,0)	1 (0,6)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (mit cf.; 3)	1 (3,0)	3 (1,7)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (28)	1 (3,0)	28 (16,0)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (4)	1 (3,0)	4 (2,3)
PPp(L): *Galba truncatula* (37)	1 (3,0)	37 (21,1)
„Gewässer“		
Q: *Bythinella austriaca* (1)	1 (3,0)	1 (0,6)
Gesamt	33	175

Den vorigen Gemeinschaften entsprechend, doch relativ höhere Beteiligung von *Carychium tridentatum* (16,0 % der Gesamtindividuen); *Bythinella austriaca* dürfte wiederum eingeschwemmt sein.

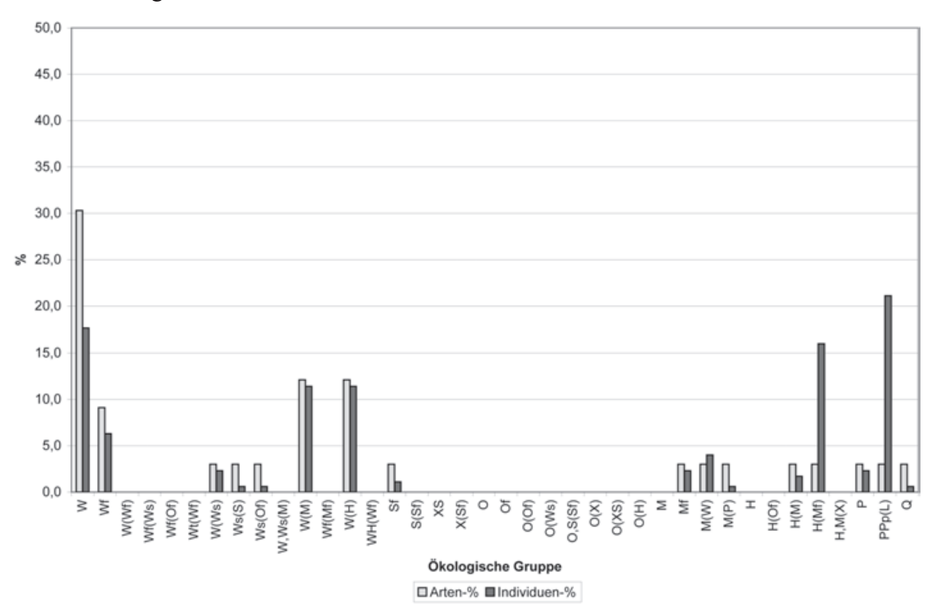


Abb. 37: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 6hH1.

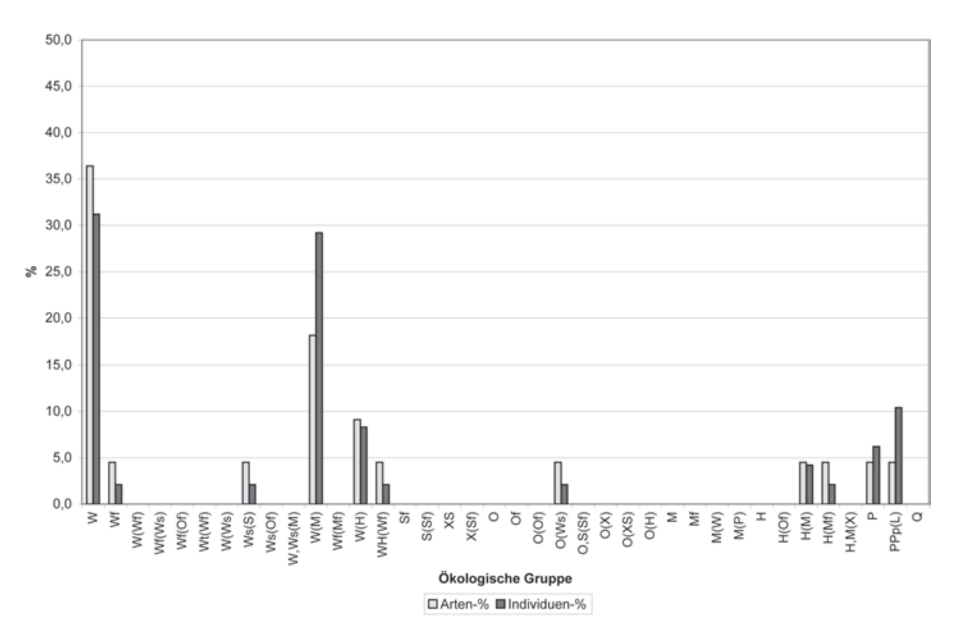


Abb. 38: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 6gH3.

Tab. 41: 6gH3. – Abb. 38. Substratmenge: 600 g (0,5 l). Beifunde: Holzkohleflitter, Knochenreste. Bemerkungen: Die Molluskenreste zum Teil stark korrodiert.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte“		
W: *Ena montana* (2), *Macrogastra* cf. *plicatula* (1), *Discus ruderatus* (1), *Aegopinella nitens* (mit cf.; 6), cf. *Aegopis verticillus* (1), *Monachoides incarnatus* (2), *Isognomostoma isognomostomos* (1), *Causa holosericea* (1)	8 (36,4)	15 (31,2)
Wf: *Clausilia dubia* (1)	1 (4,5)	1 (2,1)
Ws(S): Hygromiidae, *Trochulus* cf. *striolata*/*Euomphalia strigella* (1)	1 (4,5)	1 (2,1)
W(M): *Vitrea crystallina* (2), *Oxychilus* sp. (1), *Fruticicola fruticum* (2), *Arianta arbustorum* (9)	4 (18,2)	14 (29,2)
W(H): *Petasina unidentata* (1), *Petasina edentula* (3)	2 (9,1)	4 (8,3)
W(H)Wf: Clausiliidae, cf. *Macrogastra* sp. (?; 1)	1 (4,5)	1 (2,1)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia* sp. embr. (1)	1 (4,5)	1 (2,1)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (2)	1 (4,5)	2 (4,2)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (1)	1 (4,5)	1 (2,1)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (3)	1 (4,5)	3 (6,2)
PPp(L): *Galba truncatula* (5)	1 (4,5)	5 (10,4)
Gesamt	22	48

Obwohl von dieser Fundnummer eine geringere Substratmenge zur Verfügung stand und die Thanatocoenose wohl auch deshalb arten- und individuenärmer ist, besteht doch gute

Vergleichbarkeit mit den vorigen. Da die Molluskenreste teilweise stark korrodiert sind, könnten stärkere Feuchtigkeitseinwirkungen oder gröbere mechanische Einflüsse angenommen werden. Möglicherweise ist es auch zu Umlagerungen gekommen. Jedenfalls sind Wärme und Feuchtigkeit auch hier die bestimmenden Faktoren für die arten- und individuenmäßige Zusammensetzung.

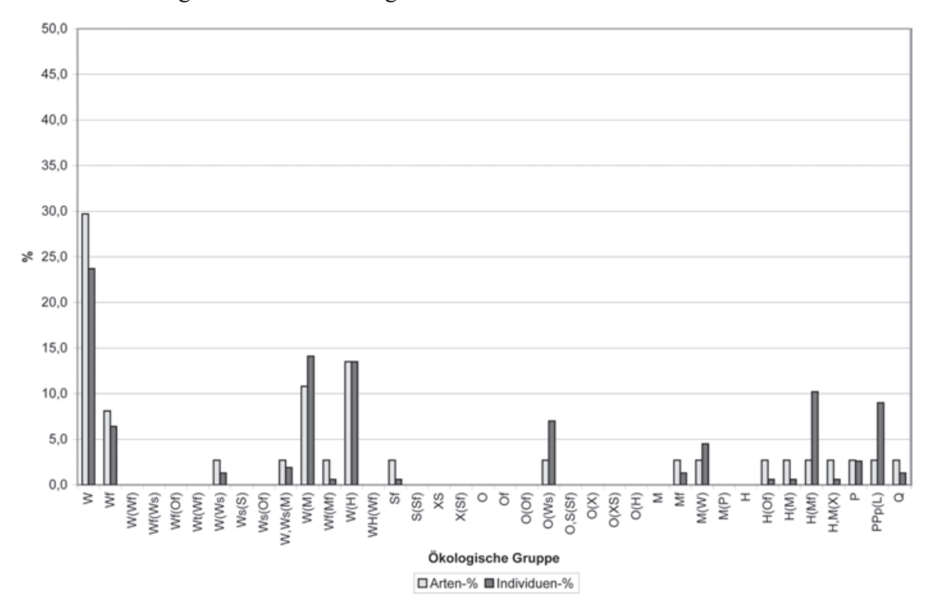


Abb. 39: Arten- und Individuenspektrum der Fundnummer 6hH5.

Tab. 42: 6hH5. – Abb. 39. Substratmenge: 800 g (0,7 l). Splitter, nicht identifizierbar: 15. Beifunde: Holzkohleflitter, Knochensplitter. Bemerkungen: Einzelne Schalenreste angekohlt. Überwiegend inadult: *Galba truncatula*. Die Fragmente von *Fruticicola fruticum* und *Arianta arbustorum* waren nicht immer eindeutig zu trennen.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte"		
W: *Platyla polita* (3), *Pagodulina pagodula* (1), *Ena montana* (2), *Cochlodina laminata* (mit cf.; 6), cf. *Macrogastra plicatula* (1), *Discus ruderatus* (3), *Aegopinella* cf. *nitens* (7), *Aegopis verticillus* (2), *Monachoides incarnatus* (7), *Isognomostoma isognomostomos* (1), *Causa holosericea* (4)	11 (29,7)	37 (23,7)
Wf: *Orcula* cf. *dolium* (1), *Vertigo alpestris* (4), *Clausilia dubia* (mit cf.; 5)	3 (8,1)	10 (6,4)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (2)	1 (2,7)	2 (1,3)
W,Ws(M): *Helix pomatia* (3)	1 (2,7)	3 (1,9)
W(M): *Vitrea crystallina* (4), *Discus rotundatus* (1), *Fruticicola fruticum* (5), *Arianta arbustorum* (12)	4 (10,8)	22 (14,1)
Wf(Mf): *Cochlostoma septemspirale* (1)	1 (2,7)	1 (0,6)
W(H): *Macrogastra ventricosa* (mit cf.; 4), Clausiliidae, cf. *Macrogastra* sp. (2), *Semilimax semilimax* (4), *Trochulus* cf. *striolata austriaca* (1), *Petasina unidentata* (mit cf.; 10)	5 (13,5)	21 (13,5)
[W(H)Wf: Clausiliidae, nicht näher bestimmbar (wahrscheinlich zu den angegebenen Arten/Gattungen gehörig; 1 Fragment)]		

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Trockenbiotope“		
Sf: *Pyramidula pusilla* (1)	1 (2,7)	1 (0,6)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (11)	1 (2,7)	11 (7,0)
„Mesophile Standorte“		
Mf: *Clausilia rugosa parvula* (mit cf.; 2)	1 (2,7)	2 (1,3)
M(W): *Punctum pygmaeum* (7)	1 (2,7)	7 (4,5)
„Feuchtbiotope“		
H(Of): cf. *Columella* sp. (1)	1 (2,7)	1 (0,6)
H(M): *Cochlicopa lubrica* (1)	1 (2,7)	1 (0,6)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (16)	1 (2,7)	16 (10,2)
H,M(X): cf. *Cochlicopa* sp. embr. (1)	1 (2,7)	1 (0,6)
„Nassbiotope“		
P: *Euconulus praticola* (4)	1 (2,7)	4 (2,6)
PPp(L): *Galba truncatula* (14)	1 (2,7)	14 (9,0)
„Gewässer“		
Q: *Bythinella austriaca* (2)	1 (2,7)	2 (1,3)
Gesamt	37	156

Tab. 43, siehe Anhang 2, S. 213.

Die warm-feuchten atlantischen Klimabedingungen finden vor allem durch die Gemeinschaften 6hE2, 6gF2 und 6hG2 deutlichen Ausdruck: Reich entwickelte Waldgemeinschaften mit bis zu 15 reinen Waldarten (34,1 % der Gesamtartenzahl) zeigen eine hohe Differenzierung der vorhandenen Waldbiotope an: Baum-, Strauch- und Krautschicht, gut strukturierter, durchfeuchteter Oberboden mit Streuschicht, Fallholz und Steinen; Gebüschgürtel; offene und halboffene Flächen geringer Ausdehnung und ebenfalls bodenfeucht. Die laubholzbetonten Mischwälder müssen hinsichtlich der vertretenen Holzarten weitgehend den heutigen des nordöstlich-randalpinen Bereichs entsprochen haben.

6. Diskussion

6.1. Über die Entwicklung der europäischen Molluskenfaunen während des Mittelholozäns

Über die Entwicklung der Molluskenfaunen während des Atlantikums berichten verschiedene Autoren. Für die Kenntnis der mitteleuropäischen Verhältnisse von Bedeutung sind die folgenden:

LOŽEK (1964: 77–80, 147–148; Beil. III; 1982, 1993) sowie HORÁČEK & LOŽEK (1988) berichten über das Atlantikum als „Phase des maximalen Artenreichtums“, während welcher es zu einer Massenausbreitung der Arten warm-feuchter Wälder kam (*Acicula* und *Platyla* sp., *Sphyradium doliolum*, *Ena montana*, *Paracochlodina orthostoma*, *Macrogastra* spp. und anderer Clausilien, *Discus perspectivus*, *Aegopinella nitens*, *Vitrea diaphana*, *V. subrimata*, *Daudebardia* sp., *Monachoides incarnatus*, *Isognomostoma isognomostomos*, *Cepaea hortensis* u. a.). Arten der „*Ruderatus*-Faunen“, alte Step-

penelemente, Indifferente und einige lichtliebende Arten (*Vallonia costata*, *Cochlicopa lubricella*) überlebten in zum Teil starken Populationen. Durch die rasche Entwicklung in der vorangegangenen Phase bestand starke standörtliche Differenzierung, damit waren auch eine Koexistenz von heute nicht mehr zusammen lebenden Arten und ungewohnte Artenkombinationen möglich. Die Böden zeigten teilweise noch geringen Reifegrad, daher waren Arten, die mineralreiche Böden lieben, weit verbreitet (*Pupilla sterrii*, *Chondrula tridens*). Mit der Stabilisierung der Klimabedingungen und der ökologischen Verhältnisse traten die Waldlandschaften mit ihren Malakocoenosen zusehends in den Vordergrund. Die fortschreitende Bodenentkalkung wurde zum limitierenden Faktor für die Expansion einiger bodenbewohnender Arten. Mit dem Neolithikum kam es zu den ersten tieferen Eingriffen des Menschen in die Natur.

Für die Wirbeltiere heißt es in HORÁČEK & LOŽEK (1988: 96–97) in der „Holocene mammalian zone VZ D 1" „Maximum species diversity, woodland elements and those of semicovered sites predominate, but those of open grounds still important, *Apodemus* (*Sylvaemus*) spp. maximum"; für die zweite Hälfte des Atlantikums (in der neuen Eingrenzung) als Zone „VZ D 2": „Decrease of species diversity; woodland elements predominate those of semicovered formations (*C. glareolus*, *P. subterraneus*, *Sciurus*, *G. glis* vs. *A.* (*Sylvaemus*) spp., *M. avellanarius* or *S. araneus*) – Open ground species disappear from most regions – some definitely (*Cricetulus*, *Ochotona*), some perhaps locally persist (*M. arvalis*, *C. cricetus*, *M. oeconomus*); increase in *S. minutus*; *Glis*, *Eliomys* or *Rh. hipposideros* absent or rare in Bohemia."

Hinsichtlich der Unterteilung des jüngeren Holozäns bestehen bei den einzelnen Autoren Unterschiede, und zwar in erster Linie in der Abgrenzung des Atlantikums und des Subboreals. Vielfach werden ein Älteres und Jüngeres Atlantikum (Zonen VI und VII nach FIRBAS 1949, auch nach MAYER 1974: 240–268) unterschieden, gelegentlich auch mehrere Abschnitte (u. a. von MANGERUD et al. 1974 und STARKEL 1977). Die Untergrenze der letzteren Phase wird von ihnen um etwa 4000 a BC angesetzt. Das Subboreal wird als eine längere Periode aufgefasst, die im 3. oder im 4. Jahrtausend BC beginnt und während des 1. Jahrtausends BC oder zu dessen Ende ausklingt; vgl. auch MANIA (1972, 1973). Das Subboreal bezeichnet FIRBAS (1949) auch als „Späte Warmzeit". STARKEL (1977) stuft es ins „Neoholozän" ein, und HAFSTEN (1969) zieht eine Grenze zwischen „megathermaler" und „katathermaler Phase" bei etwa –1750 a BC.

Der Beginn des Optimums der Waldmolluskenfaunen entspricht etwa dem Beginn des jüngeren bzw. jüngsten Abschnittes des Atlantikums verschiedener Autoren (LOŽEK 1982: 62–65). Ein neuerer Vorschlag zur Festlegung der Obergrenze des Atlantikums und zur Eingrenzung des Subboreals auf die ausgeprägte Trockenphase um etwa 1300–700 a BC sowie die Errichtung einer zusätzlichen Phase, des „Epiatlantikums" kommt von JÄGER (1969). Das Subboreal würde demnach in Mitteleuropa etwa mit der Späten Bronzezeit zusammenfallen, mit der auch ein malakologischer Umbruch verbunden ist: Rückgang der voll entfalteten Waldgemeinschaften, auf kalkreichen Substraten Wiederausbreitung der Offenlandarten, erste „moderne Zuwanderer". Wichtige Faktoren in dieser Entwicklung waren Standortstyp, geographische Lage und Höhenlage; Besiedlungsgrad (Altsiedlungslandschaften bzw. ungestörte Biotope).

Das von JÄGER (1969) vorgeschlagene „Epiatlantikum" entspricht der „Phase des Waldoptimums und der beginnenden Ausbreitung von Offenlandarten" von LOŽEK (1982: 27–28) und der „malacozone E" von HORÁČEK & LOŽEK (1988: 96); ca. 4000–1300 a BC: In

den unbesiedelten Gebieten waren die Wälder dicht geschlossen, im wesentlichen aus denselben Gehölzarten, doch noch in anderer Beteiligung als heute bestehend. Dies hatte das allgemeine Überhandnehmen bezeichnender Waldarten, in reich gegliederten Assoziationen, den gegenwärtigen Verhältnissen schon sehr ähnlich, zur Folge. Die frühholozänen Artengemeinschaften („*Discus ruderatus*-Faunen"), die meisten der Steppen-Zönosen und der ökologisch indifferenten Arten traten stark in den Hintergrund oder verschwanden gebietsweise. *Vallonia costata*, in der vorangegangenen Phase noch häufig, trat ebenfalls in vielen Gebieten stark zurück. Verschiedene anspruchsvolle Arten wie *Macrogastra densestriata*, *Balea biplicata*, *Laciniaria plicata*, *Aegopis verticillus* und *Helicodonta obvoluta* erfuhren beträchtliche Arealerweiterungen. *Carychium tridentatum* erreichte maximale Entfaltung. Die gegenwärtige Zonierung der Höhenstufen bildete sich aus. Gleichzeitig mit dem Erreichen der höchsten Diversität der Waldmalakocoenosen in den ungestörten Hügel- und Bergländern kam es in den warmen, niedrig gelegenen Landschaften stufenweise zu einer sekundären Rückdrängung des Waldes durch die allmähliche Entstehung der Kulturlandschaften. Durch das etappenweise wieder expandierende Offenland und die verhältnismäßig rasche Versteppung trocken-warmer Kalkgebiete konnten sich verschiedene calciphile Elemente wieder ausbreiten, begünstigt auch durch die retrograde Bodenentwicklung. Mit der Ausbreitung der Siedlungslandschaft schritt die Entwaldung weiter fort und führte in der weiteren Folge zur Entstehung verschiedener offener und halboffener Ersatzbiocoenosen, die von mesophilen und xeromesophilen Gemeinschaften besiedelt wurden. Diese Entwicklung wurde durch die Klimaveränderung im Subboreal begünstigt; vgl. auch LOŽEK (1982: 90-98, Tab. 7–9, Abb. 2–7, Taf. 2, 4, Beil. 1–3).

Über die Entwicklung der Mikromammalia während des Epiatlantikums schreiben HORÁČEK & LOŽEK (1988: 96), mammalian zone „VZ E": „Increase of species diversity; both woodland and open-ground forms occur in roughly same percentage, but glacial elements absent (perhaps except *M. gregalis*, *Ochotona* and *M. nivalis* surviving locally in the Carpathian Basin). Dominant forms: *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus* (*Sylvaemus*) spp., and again *M. arvalis*. Maximum extension of *P. subterraneus*, *Myotis bechsteini*, *Plecotus auritus*, *Myotis nattereri. Cricetus cricetus*, *Eliomys quercinus*, *Glis glis* occur also in the Moravian Karst and Bohemia. *Dryomys nitedula*, *Rhinolophus hipposideros* and first *Plecotus austriacus* in the Carpathian Basin."

Beispiele für reiche atlantische Faunen in der Südostslowakei und in Zentralböhmen bringen HORÁČEK & LOŽEK (1988: 75–77, 80–82, 85–87). Die Clausiliidae sind artenreich und relativ individuenstärker vertreten als andere Faunenkomponenten (8 Arten in der Peskö-Höhle, SE-Slowakei; 7 Arten in Kobyla-Západ, Zentralböhmen). Die Familie der Zonitidae (ältere Eingrenzung) ist durch 4 bzw. 6 Arten repräsentiert; Limacoidea-Schälchen sind ebenfalls vorhanden. Hinsichtlich der reichen Artenliste der Waldbewohner gibt es auch sonstige Gemeinsamkeiten mit den ungarischen Faunen (siehe später). Die frühatlantische Fauna von Srbsko, Na Bříči (Böhmischer Karst) ist dagegen noch sehr von *Vallonia costata* beherrscht (LOŽEK 1982: 90-92, Tab. 7). Die mächtige Schichtenfolge aus einer Tiefbohrung der Bachaue Tiché údolí (Nordwestrand von Prag) ergab vom Auenmilieu geprägte Gemeinschaften. Obwohl die dem Atlantikum zuordenbare Thanatocoenose aus dem untersten, schotter- und schuttreichen Paket aus eher spärlichen Funden bestand, zeigte sich doch der im Gebiet bereits weitflächig ausgebreitete Wald. Auch Landschaftsteile mit Steppengepräge waren noch erhalten, da seit dem ältesten Neolithikum ständige Besiedelung nachweisbar ist, so dass sich keine zusammen-

hängende Bewaldung entwickelte. Auch während des epiatlantischen Waldoptimums erreichten die Faunen im Gebiet wie im gesamten Prager Raum nicht den vollen Artenreichtum, durch den sie an anderen Fundstellen gekennzeichnet sind (FRANK [1992/93, 2004] beschrieb z. B. reiche Gemeinschaften aus verschiedenen Abschnitten des Epiatlantikums [Gipfelphase bis ausklingende Phase] aus der mittelneolithischen Kreisgrabenanlage Kamegg, Niederösterreich, wobei die Faunen wahrscheinlich etwas jünger als die Grabenanlage selbst sind). Über das böhmische Holozän und atlantische Faunen siehe auch PETRBOK (1956).

Die Untersuchung von Kalktuffen und Travertinen des Krakauer Hochlands durch ALEXANDROWICZ (1983) ergab vergleichbare Ergebnisse: Maximale Ausdehnung der gemischten Edellaubwälder während des Mittelholozäns. Im „älteren Atlantikum" reiche und differenzierte Molluskenfaunen mit vielen Clausilien, inclusive karpatischen Arten (*Vestia elata*, *V. turgida*, *Macrogastra latestriata*, *M. tumida*), alpiner (*Isognomostoma isognomostomos*) und südosteuropäischer Elemente (*Helix pomatia*) (ALEXANDROWICZ 1983: Fig. 21). Der Autor vergleicht diesen Abschnitt mit der „*Ruderatus-Rotundatus-Crystallina-Carychium*-Assoziation" von FUHRMANN (1973; Mittel- und Westsachsen). Während des „Jüngeren Atlantikums" wurden thermo- und hygrophile Arten wieder weit verbreitet (= „*Rotundatus-Carychium*-Assoziation" FUHRMANNS). Die Assoziationen, die dem Epiatlantikum sensu JÄGER (1969) entsprechen würden (ALEXANDROWICZ 1983 spricht vom „älteren Subboreal"), sind ärmer als die vorangegangenen, doch zeigen sie stärkere Differenzierungen aufgrund der klimatischen Veränderungen und der menschlichen Tätigkeiten (gebietsweise Entwaldungen). Gegen Ende des Subboreals („Subboreal s. str."; im Sinne von JÄGER 1969 gebraucht) kam es zum Ansteigen der Offenlandarten und der Mesophilen, im weiteren Verlauf dann besonders in Zentralpolen zu beträchtlichen Faunenverarmungen durch das Verschwinden vieler Waldarten und das Ansteigen des relativen Anteiles der eurytopen Arten mit weiter Verbreitung. Diese letzteren (holarktische und paläarktische Elemente) dominieren auch heute noch im Gebiet; ihr Anteil an der Fauna beträgt >70 %, d. h. um etwa 30 % mehr als während des holozänen Klimaoptimums. In Waldgebieten mit ursprünglicher Vegetation (Nationalpark Ojców) liegt die Beteiligung dieser Elemente um 40 %, d. h. die Fauna hat sich dort während der letzten ca. 5000 Jahre nicht verändert.

Eine interessante Abfolge vom ausklingenden Boreal bis Rezent beschreiben auch DAROLA & LOŽEK (1982) aus einer Felsnische im Naturreservat Brálie bei Malé Křsteňany (Oberes Nitratal, W-Slowakei). Die Bedingungen dürften während des Untersuchungszeitraumes ähnlich den heutigen gewesen sein: Die starke Beeinflussung durch die extremen Voraussetzungen des Dolomitfelsen-Hanges bedingte das Vorherrschen von Steppen- und Felsenschnecken in allen Schichten und eine relativ monotone Sukzession, mit nur wenigen Vertretern der Waldfaunen. Die Thanatocoenosen der basalen Schichten (7, 6) zeigen offene, dealpine Landschaft; Dominanz von *Chondrula*, *Clausilia dubia*, *Orcula dolium*; dazu Vorkommen von *Microtus oeconomus* und *M. agrestis*. In den Schichten 5-2b ist ein deutlicher Anstieg von *Balea biplicata*, *Cepaea vindobonensis* und *Granaria frumentum* zu verzeichnen; *Mediterranea inopinata* und *Vitrea contracta* sowie *Apodemus*, *Micromys* und *Glis* erscheinen. Arten wie *Euomphalia strigella*, *Cochlodina laminata* und *Aegopinella minor* erreichten ein Maximum, andere (*Microtus oeconomus*) nahmen ab oder verschwanden. Die Schichten 2a und 1a zeigen einen leichten Rückgang hinsichtlich der Diversität; *Balea perversa* bzw. *Microtus arvalis* sind reichlich vertreten. *Rattus*, *Mus musculus* und *Citellus* verweisen auf anthropogene Einflussnahme im Umkreis des Fundgebietes.

Trotz der Schwierigkeit einer sicheren Zuordnung dieser Schichten kann angenommen werden, dass Schicht 7 wahrscheinlich dem späten Boreal entspricht, die Schichten 6-5 dem Atlantikum, 4-2b möglicherweise dem Epiatlantikum, und 2a-1 dem Spätholozän (ohne Unterteilungen).

Eine holozäne Sequenz beschreiben ALEXANDROWICZ et al. (1985) aus der Höhle Sobczánski Gully (Karpaten), die trotz lokaler Unterschiede Assoziationen aus verschiedenen Holozänprofilen des zentralkarpatischen Raumes ähnlich ist (zur Molluskentaphonomie in Höhlen allgemein siehe HUNT 1993): Die früheste, artenarme Gemeinschaft (mit *Discus ruderatus*, *Semilimax kotulae* u. a.) deutet auf kühle, mäßig feuchte Verhältnisse und geringe Bewaldung hin; sie entspricht wahrscheinlich dem Frühholozän. Die folgende Gemeinschaft (Boreal) zeigt Verdoppelung der Artenzahl und deutliche Zunahme der Waldarten. Relativ häufig sind *Vallonia costata*, *Perpolita hammonis*, *Clausilia dubia*; die Bewaldung war immer noch gering. Aus den darauf folgenden drei Thanatocoenosen, die die reichsten und variabelsten der Sequenz sind (34–39 Taxa, mit hohen Anteilen an Hygrophilen und Waldelementen) lassen sich die warm-feuchten Klimabedingungen des Atlantikums und intensive Mischwaldausbreitung ablesen. *Carychium tridentatum* erreicht ihr Maximum hier. In der folgenden Schicht zeigt die Fauna noch Dominanz der Waldarten und große Ähnlichkeit zu den vorangegangenen Faunen, doch einen deutlichen Rückgang der Hygrophilen: Das Klima wurde deutlich trockener. Ähnlichkeiten bestehen zu den Thanatocoenosen des Epiatlantikums in der ehemaligen ČSFR. Im weiteren kam es zu einem Anstieg des Anteiles der Mesophilen gegenüber dem der Waldarten, obwohl diese immer noch reichlich vorhanden waren (Subboreal). Die beiden letzten Thanatocoenosen zeigen wieder Anstieg von *C. tridentatum*, Feuchtigkeitszunahme, Stabilisierung des Anteiles der Waldarten (nicht über 50 %). Das Erscheinen von *Pyramidula pusilla*, *Pupilla sterrii* und *Truncatellina cylindrica* verweist auf eine Zunahme offener Flächen (möglicherweise auch durch Beweidung und menschliche Tätigkeit; Subatlantikum bis Subrezent). – Die Vertebraten (ALEXANDROWICZ et al. 1985: 66–72) sind durch 32 Taxa repräsentiert: Amphibien (*Bufo*, *Rana*), Aves (*Coccothraustes coccothraustes*), Mammalia (Insectivora, Chiroptera, Rodentia, Carnivora). Die reichste Thanatocoenose ist die, die dem Subboreal zugeordnet wird (14 Taxa, Dominanz der Rodentia), wobei die zunehmende Habitatdifferenzierung schon in der vorangehenden epiatlantischen Schicht angezeigt ist. An der Basis der Sequenz stehen Euryöke mit *Dicrostonyx* als Relikt.

FŰKÖH (1986, 1992, 1993) vergleicht die holozäne und die rezente Molluskenfauna Ungarns anhand von 22 Fundorten (1986: 62, 68): Ihre Entwicklung verlief kontinuierlich und in den Grundzügen konform bis in die Gegenwart. Genaue Beschreibungen der Faunensukzessionen der ungarischen Holozänfundstellen der Mittelgebirge und des Tieflandes enthalten FŰKÖH (1980, 1982/83, 1987b, 1991: 14–27, 1994, 1995, 1997) sowie FŰKÖH & KROLOPP (1982/83, 1985, 1986). Die Entwicklung im aquatischen Bereich (Balaton) wird von FŰKÖH (1988a) beschrieben.

Es werden Korrelationen mit den Ergebnissen anderer Autoren hergestellt, vor allem mit HORÁČEK & LOŽEK (1988), doch meist ohne Epiatlantikum und Subrezent (die „Zone E“ sensu HORÁČEK & LOŽEK [1988] ist auf „Atlantikum“ und „Subboreal“ aufgeteilt; subrezent“ entspricht bei FŰKÖH dem „rezent“ der ungarischen Faunen). Vergleiche erfolgen auch mit den Verhältnissen in Polen (ALEXANDROWICZ 1984, ALEXANDROWICZ et al. 1985) und in Deutschland (DEHM 1976; dieser unterscheidet Boreal – „Frühe

Warmzeit“, Atlantikum – „Mittlere Warmzeit“ und Subboreal – „Späte Warmzeit“; RÄHLE 1983b: Helga Abri bei Schelklingen).

Korreliert wird weiters mit palynologischen und Vertebratenfunden (KORDOS 1981, KRETZOI 1965, 1969a,b) sowie mit absoluten Daten.

FŰKÖH (1991) versucht auch erstmals eine Gliederung des ungarischen Holozäns nach Molluskenfaunen, vergleichbar der Gliederung, die KROLOPP (1973, 1983) für das ungarische Pleistozän nach Vertebratenfunden vorgenommen hat:

Die Molluskenzonengliederung von FŰKÖH basiert fast ausschließlich auf seinen eigenen Untersuchungen – ein Punkt, auf den der Autor selbst (1991: 21) etwas einschränkend hinweist („So, the described biozones can be explained as Oppel-zones, too“). Die Zonen sind bestimmt durch Dominanzverhältnisse und Allgemeinaspekt der Faunen und durch deren charakteristische Arten („marker species“), ergänzt durch die vorliegenden Pollen- und Wirbeltier-Analysen sowie absolute Daten:

Die „*Vallonia costata*-Zone“ ist nach unten durch das Verschwinden pleistozäner Arten (*Columella columella*, *Pupilla sterrii*, *Vallonia tenuilabris*) begrenzt. Elemente des Offenlandes und der Steppe dominieren (30–50 %). Die namengebende Art ist die vorherrschende, begleitet von *Granaria frumentum*, *Cochlicopa lubrica*, *Chondrula tridens*. Obergrenze ist das Minimum von *Vallonia costata* (0,5 %).

Dieser Zone entspricht etwa die Pleistozän-Holozän-Grenze. Stratotyp: Muflonhöhle, Profil I (Proben 6–9), Profil II (Proben 2–3); weitere: Kőlyuk II-Höhle (Proben 12–17), Rejtek I-Felsnische (III. Block), Csúnyatal I-Felsnische (Probe 2), Horvát-Felsloch (Proben 3–4).

Die entsprechende Zone des Tieflandes ist die „*Lithoglyphus naticoides*-*Valvata piscinalis*-Zone“: Letztere ist zu 80–85 % an der Fauna beteiligt. Untere Grenze ist das Verschwinden von *V. piscinalis*. Stratotyp: Kom. Fejér; Sárszentmihály I (A-I, C-2).

Zeitliche Dauer der „*Vallonia costata*-“ bzw der „*Lithoglyphus naticoides*-*Valvata piscinalis*-Zone“: 8200–6500 a BP.

Korrelierbar wären die Zone C1 und die untere Hälfte der Zone C2 von HORÁČEK & LOŽEK (1988); für erstere charakteristisch sind die hohen Vorkommen von *Discus ruderatus*, *Fruticicola fruticum*, *Euomphalia strigella* sowie der Rückgang der letzten pleistozänen Elemente; Eudominanz von *Microtus arvalis*; für letztere die Expansion von *Granaria frumentum* und die weiterhin starke Präsenz der Steppenelemente; bzw. die regelmäßigen Vorkommen von *Sicista* cf. *betulina*, *Muscardinus avellanarius*, *Micromys minutus*; allmähliche Subdominanz von *Sorex araneus*, *Clethriomys glareolus*, *Apodemus* (*Sylvaemus*) spp.

In der ungarischen Vertebraten-Chronologie würde die erste Hälfte der Bajot-Periode entsprechen: Hohe Präsenz pleistozäner Arten; die sich in der Folge ausbreitenden Arten sind schon vorhanden. Obergrenze ist die Dominanz der neu erschienenen und sich ausbreitenden Elemente über die pleistozänen. Fundorte: Petényi-Höhle (Schichten PrHv), Rejtek I-Felsnische (III. Block). Paläobotanisch wäre das die „*Pinus*-Birken-Zone“ (Präboreal-Boreal).

„Clausiliidae-Zone“: „Closed-forest-fauna“; Dominanz und höchste Frequenzen der Clausilien (*Clausilia cruciata*, *Laciniaria plicata*, *Ruthenica filograna*, *Cochlodina laminata*, *Paracochlodina orthostoma* usw.), der Oxychilidae und Limacidae. Untergrenze sind das *Vallonia costata*-Minimum (0,5 %) und die geringe Repräsentanz der

Offenland- und Steppenarten (10–15 %). Obergrenze ist das Wiedererscheinen der Steppenarten.

Stratotyp: Kőlyuk II-Höhle (Schichten 8–10; Untergrenze scharf); weitere: Kőlyuk II-Höhle (Schichten 1–7), Rejtek I-Felsnische (II. Block), Muflon-Höhle, Profil I (Proben 2–5), Háromágú-Höhle, Nagyoldali-Kluft (Proben 4–5), Baradla-Höhle (Knochensaal).

Die entsprechende Zone des Tieflandes ist die „*Gyraulus albus*-*Bithynia tentaculata*-Zone“: Obergrenze ist das starke Zurücktreten bis Verschwinden der letzteren. – In den untersuchten Faunen beträgt die relative Häufigkeit von *Gyraulus albus* 55–60 %. Stratotyp: Kom. Fejér; Sárrét, Sárszentmihály, Lokalität I (II/A-1–III-2).

Zeitliche Dauer beider Zonen: 6500–4500 a BP.

Korrelierbar wären die obere Hälfte der Zone C2 und der untere und mittlere Teil der Zone D in HORÁČEK & LOŽEK (1988); während ersterer beginnende Invasion von Arten des lichten Waldes (Mollusca) bzw. beträchtliche Artenzunahme, Dominantwerden von *Microtus arvalis*, maximale Ausbreitung von *M. agrestis* (Vertebrata), während der letzteren Dominanz der Waldarten bei gleichzeitigem allmählichem Rückgang der Gemeinschaften mit *Discus ruderatus*, *Vertigo substriata*, *Perpolita petronella*, *Clausilia cruciata* bzw. mit *Helicopsis striata* und *Chondrula tridens*. Bei den Vertebraten ist die Entwicklung vergleichbar, auch hier verschwinden die Offenlandarten weitgehend – teils gänzlich, teils bleiben sie lokal erhalten; *Sorex minutus* breitet sich aus.

In der ungarischen Vertebratenchronologie entsprechen hier etwa die ausklingende Bajot-Periode und die Körös-Periode. Während der letzteren sind die pleistozänen Elemente sekundär; charakteristisch ist die plötzliche Expansion bestimmter Arten. Fundorte: Baradla-Höhle (Knochensaal), Petényi-Höhle (Schicht IV), Rejtek I-Felsnische (II. Block, Proben 3–4), Kőlyuk II-Höhle.

Paläobotanisch entsprechend ist die „Hasel-Eichen-Phase“ ([Boreal-]Atlantikum).

„*Granaria frumentum*-Zone“: Obwohl die Waldfauna noch dominiert, beginnen die Offenland- und Steppenarten sich erneut auszubreiten und erreichen etwa 30 %-Anteile an den Faunen. Die Untergrenze dieser Zone ist durch das Wieder-Erscheinen von *G. frumentum* bestimmt, die Obergrenze durch das Minimum der Steppenfauna.

Stratotyp: Nagyoldali-Kluft (Probe 6); weiters: Szilvásvárad (Szalajka-Tal, Proben 3–4), Monosbél (Kalktuff; vgl. auch FŰKÖH 1984), Kajla-bérc-Höhle (Probe 3), Petényi-Höhle (Probe H3).

Die entsprechende Zone des Tieflandes ist die „*Bithynia leachii*-*Gyraulus riparius*-Zone“. Die letztgenannte Art erscheint hier erstmalig und verschwindet an der Obergrenze wieder. *Bithynia leachii* erreicht ihr Maximum und ersetzt *B. tentaculata*.

Stratotyp: Kom. Fejér, Sárszentmihály I (III-3–IV/B-2). Die typische Art ist *Gyraulus riparius*, die derzeit in Ungarn nicht vorkommt und in ganz Europa selten ist. Sie ist auch aus dem Endpleistozän Ungarns bekannt (KROLOPP 1973). – Ihr Erscheinen ist bezeichnend für das Ende der lakustrinen Faunensukzession und für die Moorbildung.

Zeitliche Dauer: 4500–2500 a BP.

Korrelierbar wären der oberste Teil der Zone D und die untere Hälfte der Zone E (Epiatlantikum) sensu HORÁČEK & LOŽEK (1988): Optimale Entfaltung der Waldgemeinschaften, Maximum von *Carychium tridentatum* und Rückgang bis Verschwinden von *Vallonia costata*, endgültiges Verschwinden der *Discus ruderatus*- und *Helicopsis*

striata-Faunen; bedeutende Zunahme der *Balea biplicata*, Arealausweitung von *Laciniaria plicata* und *Bulgarica cana*. Die ersten „modernen Elemente“ erscheinen (*Mediterranea inopinata*; in Böhmen *Cepaea vindobonensis*). In den Siedlungsgebieten allmähliche Wiederausbreitung der Offenlandarten (Mollusca). Bei den Vertebraten (Kleinsäuger) werden *Clethriomys glareolus*, *Apodemus* (*Sylvaemus*) spp. und *Microtus arvalis* dominant; *Pitymys subterraneus*, *Myotis bechsteini*, *M. nattereri* und *Plecotus auritus* erreichen maximale Ausbreitung. In der ungarischen Vertebratenchronologie entsprechen etwa die Bükk-Periode (Fundorte: Petényi-Höhle [Schicht Hm], Rejtek I-Felsnische [II. Block, Probe 2]) und die untere Hälfte der Kőhát-Periode: Ein Minimum an pleistozänen Arten bleibt, auf kleine Gebiete beschränkt, erhalten; die Fauna wird „modern“. Die untere Grenze der Kőhát-Periode wird durch das Verschwinden bzw. den Rückzug der pleistozänen Elemente markiert.

„*Helicigona faustina-Acicula polita*-Zone“: Die Waldarten dominieren wieder mit 85–90 %. Die Artenzusammensetzung ist ähnlich wie in der „Clausiliidae-Zone“. Charakteristische Arten sind *Laciniaria plicata*, *Balea biplicata*, *Clausilia pumila*, *Ruthenica filograna*. *Faustina* (= *Helicigona*) *faustina* erscheint erstmalig und wird bis in die Gegenwart allgemein präsent. Die Untergrenze dieser Zone wird durch den Wechsel in den Dominanzverhältnissen bestimmt (= relative Beteiligung der Waldarten mit 85–90 % an der Fauna), die Obergrenze durch die Entwicklung der rezenten Fauna. – Siehe auch FŰKÖH (1988b), FŰKÖH & KROLOPP (1992).

Stratotyp: Kis-Kőháti-Kluft (Probe 4); weitere: Rigó-Loch, Szentgál (Kő-lik-Höhle), Nagyoldali-Kluft (Proben 1–3), Szilvásvárad (Szalajka-Tal, Proben 1–3a), Muflonhöhle, I. Profil (Probe 1), Csúnya-Tal (Felsnische 3), Kajla-bérc-Höhle (Proben 1–2), Kálmanréti-Schachthöhle.

Zeitliche Dauer: 2500–0 a BP.

Spätestens hier wird die Korrelation mit HORÁČEK & LOŽEK (1988) problematisch, und diese Problematik wird auch von FŰKÖH (1991: 19, 24) wiederholt angesprochen: „The correlation with the Hungarian malaco-zones ist easier if we levae the Epi-Atlantic and Sub-Recent from LOŽEKs chronostratigraphical ranging... In this way, the E zone placed in Epi-Atlantic have to be counted partly in the Atlantic, partly in the Sub-Boreal. Sub-Recent, according to the Hungarian practice can be considered to Recent.“ Die Stratigraphie-Tabelle von FŰKÖH (1997) versucht, das Epiatlantikum zu berücksichtigen. Seine „*Vallonia costata*-Zone“ würde demnach erst in das ausklingende Boreal und den Großteil des Atlantikums (Zonen C2 und D) fallen, die „Clausiliidae-Zone“ in das ausklingende Atlantikum und den älteren Teil des Epiatlantikums (Zone E), die „*Granaria frumentum*-Zone“ in das jüngere Epiatlantikum, das Subboreal (Zone F1) und in den Beginn des Subatlantikums (Zone F2), die „*Helicigona faustina-Acicula polita*-Zone“ ins Subatlantikum und ins Subrezent (Zone F3). In FŰKÖH (1991: 19) heißt es dagegen noch: „It have to be mentioned here, that the faunal evolution divided into two phases by LOŽEK (gemeint sind die Zonen C1 und C2 – Präboreal und Boreal, Anm. d. Autorin) is equal with the first succession phase of faunas of the Hungarian medium high mountain ranges“ (= „*Vallonia costata*-Zone“, Anm. d. Autorin). Und: „These two sub-phases of LOŽEK’s third phase (= Epiatlantikum, Anm. d. Autorin) can be paralleled with the second succession period of the Atlantic, and with formation of the closed forest fauna, according to the examinations of the Hungarian medium high mountain ranges.“

Nach dem Optimum der Waldgesellschaften in Zone E (sensu HORÁČEK & LOŽEK 1988)

kommt es nach deren Chronologie zu einem Rückgang derselben, zum Wiedererscheinen und Verbreiten der Offenlandarten (Subboreal); im weiteren zur Immigration der „Modernen“ (*Zebrina detrita*, *Cecilioides acicula*) und zur Ausbreitung von *Balea biplicata*, *Discus rotundatus*, *Monachoides incarnatus* (Subatlantikum); dann starke Ausbreitung der „Modernen“ (*Xerolenta obvia*, *Monacha cartusiana*, *Oxychilus draparnaudi* usw.), Maximum von *Balea biplicata* (Subrezent).

Auch bei den Wirbeltieren kommt es im Subboreal zu einem Rückgang der Waldgesellschaften und zu einer Wiederausbreitung der Offenlandarten inclusive neuer Zuwanderer. Im Subatlantikum bestehen Gemeinschaften der „Kultursteppe“; subdominant sind *Apodemus* (*Sylvaemus*) spp., *Clethriomys glareolus*, lokal *Arvicola terrestris* und *Sorex araneus*, bzw. treten auch Maxima von *Pipistrellus pipistrellus* in Höhlen auf. Im Subrezent kommt es zur extensiven Ausbreitung der Elemente der „Kultursteppe“; Synanthrope wie *Rattus* spp., *Mus* ssp. und „Moderne“ (*Oryctolagus cuniculus*, *Ondatra* usw.) kommen vor.

Der *„Helicigona faustina-Acicula polita*-Zone“ könnte bei FŰKÖH (1991) folgende Vertebratenchronologie entsprechen: Obere Hälfte der Kőhát-Periode (Fauna ähnlich der heutigen, Unterschiede lediglich hinsichtlich der Dominanzverhältnisse; Fundorte: Kis-Kőháti-Kluft [Probe 4], Petényi-Höhle [Schicht Hh], Rejtek I-Felsnische [II. Block, Probe 1], Rigo-Loch [Proben 9–6]), Alföld-Periode (die Fauna ist durch die menschlichen Aktivitäten beeinflusst. Charakteristisch ist die Zunahme der Arten, die anthropogene Habitate bevorzugen. Fundorte: Nagyoldali-Kluft [Proben 5–0], Petényi-Höhle [Schichten H I–II], Rigo-Loch [Proben 5–1]).

In einer weiteren Arbeit befasst sich FŰKÖH (1987b) ebenfalls mit der Faunenentwicklung im Holozän Ungarns. Die Arbeit enthält auch Überlegungen zur Zoogeographie (p. 51–52) und Hinweise auf die biometrischen Studien von DOMOKOS & FŰKÖH (1984), die diese an *Granaria frumentum* durchführten: Unterschiede in Lufttemperatur und relativer Luftfeuchtigkeit an den nördlich bzw. südlich exponierten Felsen des Uppony-Passes (NO-Ungarn) beeinflussen nicht nur die Zusammensetzung der Fauna, sondern auch die metrischen Daten der genannten Art. Auch die Windstärke kann in diesem Zusammenhang von Bedeutung sein. Dimensionsveränderungen der Schale wären auch parallel mit der deutlichen Klimaveränderung am Übergang vom Boreal zum Atlantikum erfolgt. Dieser Hinweis ist von Interesse, da in Hinkunft Arten, die in größeren Zahlen und weitgehend unbeschädigt vorliegen, diesbezüglich auch nach ihren metrischen Daten ausgewertet werden könnten.

Über coenologische Untersuchungen an borealen bis atlantischen Molluskenfaunen aus vier Felsnischen bzw. Höhlen im Bükk-Gebirge berichten BABA & FŰKÖH (1984) und vergleichen die Ergebnisse mit den rezenten Verhältnissen (excl. Nacktschnecken). Hinsichtlich der Faunen stellten sie nur geringe Unterschiede fest. Die Klimaverhältnisse waren im Gebiet wärmer als gegenwärtig, wobei das Boreal trockener, das Atlantikum feuchter akzentuiert war, d. h. während des ersteren herrschten mehr kontinentale, während des letzteren mehr submediterrane Bedingungen. Die im Boreal dominierende Waldgesellschaft des Bükk-Gebirges war ein Tilio-Fraxinetum. Im Atlantikum herrschten *Fagus*, *Quercus* und *Carpinus* vor; neben der Flaumeiche kamen viele ponto-mediterrane Elemente vor. Das Tilio-Quercetum nimmt eine Mittelstellung zwischen Fagetum und Querco-Carpinetum ein, es enthält Elemente der Quercetalia, Fagetalia und Querco-Fagetea und entspricht einer Übergangssituation (vgl. dazu die Entwicklung im Ostalpenraum nach MAYER 1974).

Ergebnisse von Pollen- und Landschneckenbefunden, ergänzt durch Radiocarbon-Daten, liegen aus Tuffen von Sidlings Copse no Oxford vor (PREECE & DAY 1994). Der Beginn der Sequenz wird mit etwa 9300 a BP angenommen. Sie stellt eine nahezu komplette postglaziale Abfolge dar, die mit anderen britischen Tuffsequenzen bzw. benachbarten Fundstellen verglichen wird.

Die Autoren definieren sechs lokale Molluskenzonen (PREECE & DAY: 470–471): SCa, 254–267 cm (9000–9300 a BP): Es dominieren *Carychium minimum* und *Vertigo angustior*; hinzu kommen Sumpfbewohner und anspruchslose Arten. *Discus ruderatus* kommt nur hier vor (sie ist gegenwärtig in England ausgestorben). – SCb, 234–254 cm (ca. 8600–9000 a BP): Rückgang von *Carychium minimum* und *Vertigo angustior*, Anstieg der Schattenliebenden, besonders von *Carychium tridentatum*. *Discus ruderatus* wird durch *D. rotundatus* ersetzt (um 8990 ± 90 a BP). Trockenere, mehr schattige Verhältnisse werden angenommen. – SCc, 214–234 cm (ca. 8200–ca. 8600 a BP): Die Zone wird markiert durch das Ersterscheinen von *Leiostyla anglica*; ansonsten ist die Fauna ähnlich zusammengesetzt wie in der vorangegangenen Zone. Sie entspricht feuchten, schattigen Bedingungen. – SCd, 170–214 cm (7200–8200 a BP): Untergrenze ist das Ersterscheinen von *Spermodea lamellata*; von hier an tritt auch *Helicigona lapicida* auf. Klimaverhältnisse feucht, schattig; Rückgang der Sumpfgebiete. – SCe, 142–170 cm (5250–7200 a BP): Beginn ist das Erscheinen von *Oxychilus cellarius*; die früher in der Sequenz vorhandenen *Lauria cylindracea*, *Vertigo pusilla* und *Vallonia costata* kehren wieder und werden konstant. Erstmals erscheinen auch *Balea perversa*, *Vitrea crystallina* und *Pomatias elegans*. Die Verhältnisse sind etwas trockener als vorher. – SCf, 132–142 cm (5100–5250 a BP): Hier findet ein deutlicher Faunenwechsel statt; *Leiostyla anglica* und *Oxychilus cellarius* nehmen zu; *Discus rotundatus* und *Carychium tridentatum* gehen zurück, *C. minimum* verschwindet. Diese Zone spricht für eine Öffnung des Waldes. – In den den Tuff überlagernden, organischen Sedimenten wurden nur spärlich Mollusken festgestellt.

Interessant ist der Vergleich der Molluskensequenzen mit den Pflanzensukzessionen (PREECE & DAY 1994: 468–470, 472–473, fig. 4-6, tab. 1): Die Pollenanalyse ergab acht Zonen (SC8–1), wobei Zone 4 in 3 Subzonen unterteilt werden konnte. Alle Pollenzonen von der Zone SC4c an stimmen entweder mit den Molluskenzonen überein oder weichen nur wenig von diesen ab. Die Molluskenzonen SCb, SCc und SCd fallen in eine Pollenzone (SC3). Die deutlichste Veränderung in den Molluskenfaunen ist an der Basis von Pollenzone SC3 ersichtlich, als eine Reihe von Waldarten erschien, und Arten wie *Vertigo angustior* in den Hintergrund traten. Dies ist mit der Entwicklung eines geschlossenen Waldes in Verbindung zu bringen: Ein *Corylus*-Wald war am Beginn von Zone SC3 etabliert. Die Untergrenzen von Pollenzone SC4a und Molluskenzone SCe fallen zusammen (7180 ± 85 a BP): Anstieg von *Tilia*, Ersterscheinen von *Oxychilus cellarius*. Am Beginn der Pollenzone SC4b (143 cm) kommt es zu einem Rückgang von *Tilia*, *Ulmus*. Sie stimmt mit der Molluskenzone SCf überein, die ebenfalls mit größeren Veränderungen einhergeht (s. oben). Der „elm decline“ um 5250 ± 75 a BP bedeutete nicht nur die Ausdünnung des Waldes, sondern auch geringere Beschattung für die Molluskenfaunen. An der Basis von Pollenzone SC4c kommt es zu einer Erholung des Waldes (Ulme, Linde). *Leiostyla anglica* und *Oxychilus cellarius* gehen zurück.

Vergleichbare Molluskenzonen sind – mit regionalen Unterschieden – aus größeren Teilen Südenglands bekannt. Einer dieser für die Entwicklung auf dem Kontinent inter-

essanten Unterschiede liegt beispielsweise im Zeitpunkt des Erscheinens von *Discus rotundatus*: Ihre Ankunft in Sidlings Copse (8990 ± 90 a BP) ist relativ früh. In Holywell Coombe (Folkestone) erscheint sie um 8630 ± 120 a BP, in Wateringbury nahe Maidstone knapp vor 8470 ± 190 a BP.

Der frühesten Molluskenfauna in Sidlings Copse entspricht eine offene Umgebung, mit Pflanzen feuchter Standorte (Seggen; *Salix*, *Filipendula*, *Equisetum*), ein basenreiches, weitgehend unbeschattetes Moor. Ulme und Eiche breiteten sich im Gebiet um 9000 a BP aus, der Wald blieb aber noch von der Hasel dominiert, mit *Salix* in den Talgründen. Um 7500 und 7200 a BP traten lokal Linde und Erle auf; die erstere wurde wahrscheinlich zuerst dominant, dann auch die letztere. Die Ausbreitung des geschlossenen Waldes verdrängte wahrscheinlich Arten wie *Vertigo angustior* und begünstigte die schattenliebenden Elemente sowie die Diversität der Faunen. Für die darauf folgenden etwa 2000 Radiocarbonjahre zeigten sich nur geringfügige Veränderungen in der Molluskenfauna wie in der Vegetation; um 5250 ± 75 a BP jedoch durch den schon erwähnten „elm decline". Dieser wird an anderen Lokalitäten Südenglands erklärt durch Klimawechsel, menschliche Aktivitäten, Krankheiten („dutch elm disease") oder durch die beiden letzten zusammengenommen. Parallel damit ging auch die Linde zurück, die Hasel nahm zu. Eine leichte Zunahme ist auch bei den Gramineen und Farnen zu verzeichnen. Nach etwa 200 weiteren Radiocarbonjahren steigt die Frequenz von Ulme und Linde wieder, doch erreicht die erstere die vorigen Werte nicht mehr. In den Molluskenfaunen zeigt sich die Auswirkung der zunehmenden Beschattung. An der Basis von SC5 (wahrscheinlich um 4500 a BP) kam es zu größeren Waldauflichtungen: Hasel, Ulme und Linde gingen zurück, Gräser und Farne nahmen zu. Erstmals waren auch Getreidepollen nachweisbar. Dies lässt auf Einflussnahme des Menschen durch Kultur schließen. Um 3100 a BP verschwand die Linde. Anfänglich dürfte der Erlenwald des Talgrundes noch nicht von diesen Störungen betroffen gewesen sein, doch um etwa 3500 a BP scheint der Wald auf die feuchteren Böden begrenzt gewesen zu sein. Einige solcher Feuchtwälder blieben lokal bis etwa 1700 a BP bestehen, dann sinken die Frequenzen von Hasel, Eiche und Erle auf geringe Werte ab. Die Landschaft blieb für etwa 700 Radiocarbonjahre offen. Um etwa 1000 a BP begann die Wiederansiedlung der Bäume; das Gebiet schein seit damals bewaldet geblieben zu sein.

Obwohl sich die Faunen der Tuffsequenz in mancher Hinsicht von der heutigen Fauna des Gebietes unterscheiden (PREECE & DAY 1994: 477–478), gibt es eine Reihe von Gemeinsamkeiten, wie auch in den untersuchten Faunen des ungarischen Holozäns und anderer Fundstellen (s. vorige Ausführungen).

Aus dem Umfeld der Kinderbestattung der Fundstelle Felsställe bei Mühlen (Alb-Donau-Kreis) beschreibt RÄHLE (1987a) eine hochwarmzeitliche, arten- und individuenreiche Molluskenfauna, die jünger ist als die aus dem mesolithischen Horizont der Hauptgrabung: *Discus ruderatus* fehlt fast völlig, *D. rotundatus* ist hochdominant; die waldbewohnenden Clausiliidae sind arten- und individuenreich vertreten; individuenreich auch die Oxychilidae. Der Anteil an Offenlandarten ist auffallend gering. Ob diese Fauna dem Atlantikum angehört, kann nicht eindeutig gesagt werden, obwohl vieles dafür sprechen würde. Sie enthält *Helicella itala*, die im Gebiet vielleicht erst postatlantisch heimisch geworden ist (in der Hauptgrabung ist sie nur im oberflächennahen Horizont und darüber nachweisbar).

Über die postglaziale Entwicklung in Skandinavien siehe WALDÉN (1986): Während des holozänen Klimaoptimus lebten in Schweden Molluskenarten, die heute noch dort vor-

kommen, doch zum Teil mit bedeutenden Arealveränderungen. Einige waren häufiger, doch nicht immer zwangsläufig verbreiteter als heute.

FRANK (2006: 707–739) bringt eine vergleichende Diskussion der Molluskenfaunen-, Klima- und Vegetationsentwicklungen im Ostalpenraum und den angrenzenden Gebieten unter Bezugnahme auf die obig eingebrachten Autoren.

6.2. Die Faunenabfolgen und -veränderungen im Fundgebiet

Die graphische Darstellung (Tab. 44) lässt die Grundzüge der holozänen Faunenentwicklung im Untersuchungsgebiet deutlich erkennen: Mit dem voll entwickelten Präboreal nehmen die wärme- und feuchtigkeitsbedürftigen Waldarten deutlich zu. Das Faunenbild im Atlantikum entspricht schon weitgehend dem gegenwärtigen. Einige Arten, die im unmittelbaren Fundgebiet nicht registriert sind, kommen vermutlich in dessen weiterer Umgebung vor (*Causa holosericea*, *Euomphalia strigella*). *Semilimax kotulae* (vollentwickeltes Präboreal), *Discus ruderatus* (durchgehend von der Älteren Dryaszeit bis ins Atlantikum), *Neostyriaca corynodes* (Präboreal, vollentwickelt bis ausklingend), die Milacidae (Alleröd, Jüngere Dryas bis Präboreal, Atlantikum), *Euomphalia strigella* (Boreal, voll entwickelt), *Trochulus* cf. *striolata austriaca* (Atlantikum), *Perpolita hammonis* (durchgehend von der Ältern Dryaszeit bis ins vollentwickelte Boreal) und *Morlina glabra* (Atlantikum) treten in der rezenten Fauna des Nahbereiches ebenfalls nicht auf. Erst im Atlantikum erscheinen *Pagodulina pagodula*, *Merdigera obscura*, *Macrogastra attenuata lineolata*, *Vitrea diaphana*, *Aegopinella pura*, *Renea veneta*, *Cochlostoma septemspirale*, *Vitrea contracta*, *Morlina glabra*. Offenbar zu einem noch späteren Zeitpunkt der jüngeren Holozänhälfte treten *Paracochlodina orthostoma*, *Clausilia cruciata*, *Vitrea subrimata*, *Urticicola umbrosus*, *Balea biplicata*, *Platyla gracilis*, *Argna biplicata excessiva*, *Oxychilus depressus*, *Aegopinella ressmanni*, *Trochulus sericeus* und *Acicula lineata* hinzu.

Mit der Zunahme der Waldarten s. str. kam es zu einem Zurückweichen der Elemente der trocken-sonnigen, zumindest halboffenen Standorte: Nur *Pyramidula pusilla*, die allerdings auch an beschatteten Felsen vorkommen kann, ist ab der Alleröd-Schwankung mit Unterbrechungen durchgehend vertreten. *Granaria frumentum* wurde nur im Sediment aus der Älteren Dryaszeit festgestellt, *Pupilla bigranata* nur in der Alleröd-Schwankung, *Cochlicopa* cf. *lubricella* nur im vollentwickelten Präboreal. Alles in allem bleibt diese Standortgruppe eher unterrepräsentiert. Unter den Offenlandarten fällt auf, dass zwei für kaltzeitliche Lößsteppen und -tundren bezeichnende Arten während der Alleröd-Zeit verschwinden: *Pupilla muscorum* und *Columella columella*, beides namengebende Elemente typischer Kaltzeitfaunen. Erst postatlantisch erscheinen *Cecilioides acicula* und *Vertigo heldi*.

Mesophile mit nahezu durchgehender Verbreitung sind *Vitrina pellucida*, *Trochulus hispidus* und *Punctum pygmaeum*. Offenbar junge Komponenten in der heutigen Fauna der unmittelbaren Umgebung sind *Oxychilus mortilleti*, *Cepaea nemoralis* und *Succinella oblonga*. Das Fehlen der letzteren in den Ablagerungen des ausklingenden Spätglazials überrascht, da sie zu den häufigsten Bestandteilen kaltzeitlicher bis gemäßigter Gemeinschaften gehört.

Die Standortsgruppen „Feucht-“ und „Nassbiotope“ zeigen eine im allgemeinen recht gute durchgehende Verbreitung. Wenn auch die ausgesprochenen Nässezeiger *Vallonia*

enniensis (KLEMM 1974: 179 führt sie nur vorbehaltlich an, da sie häufig mit *V. costata helvetica* verwechselt worden ist), *Vertigo angustior*, *Carychium minimum*, *Succinea putris* und *Zonitoides nitidus* erst postatlantisch zur Fauna des Nahbereiches hinzutreten, kann doch angenommen werden, dass das Klima vom Spätglazial bis ins Mittelholozän in diesem Gebiet zumindest mittelfeucht, mit ausreichender Niederschlagstätigkeit war. Diese Tatsache ergibt sich außerdem vor allem aus der randalpinen Niederschlagsstaulage. Die Nähe einer Quelle wird durch die krenobionte *Bythinella austriaca* angezeigt; die Pisidien der Rezentfauna konnten aktuell nicht dokumentiert werden.

Über das zeitliche Auftreten der Nacktschneckenarten kann nichts genaueres gesagt werden: Schälchen von mindestens zwei *Deroceras*-Arten waren fast durchgehend, mit Ausnahme der Älteren und der Jüngeren Dryaszeit, nachweisbar, von *Limax* sp. vereinzelt (Alleröd, vollentwickeltes Präboreal) und von Limacoidea indet. im Alleröd, im vollentwickelten Präboreal und im vollentwickelten Boreal. Die Milacidae sind offensichtlich während der jüngeren Holozänhälfte verschwunden (siehe dazu auch FRANK 2004, 2006: 467–470; Karte 208).

Alles in allem zeigen die Waldarten im engeren Sinn ab dem vollentwickelten Boreal bereits deutliche Analogien zu denen der atlantischen Faunen, die aber reichhaltiger sind. Auch die Artenspektren innerhalb der mesophilen und feuchtigkeitsbetonten Gruppen sind gut vergleichbar. Ab der Gipfelphase des Präboreals dürfte die Klima- und Vegetationsentwicklung im Untersuchungsgebiet eine kontinuierliche, fließende gewesen sein.

Leider ist der postatlantische Abschnitt derzeit nicht dokumentierbar, da entsprechende Proben fehlen. Es wäre interessant, ob eine Trockenschwankung in der nördlich-randalpinen Lage des Fundgebietes in den Thanatocoenosen deutlich zum Ausdruck kommt oder nicht. Ihre Intensität könnte – durch die geographische Lage bedingt – geringer ausgefallen sein als an anderen Fundstellen.

Tab. 44: Präsenz der im Abri von Elsbethen festgestellten Arten in den dokumentierbaren Fundhorizonten im Vergleich mit Rezent. cf. = auf Grund des Erhaltungszustandes oder der Fragmentart nicht sicher bestimmbar.

	Taxon	**Altere Dryas**	**Alleröd**	**Jüngere Dryas**	**Jüngere Dryas/Präboreal**	**Präboreal Anfang**	**Präboreal vollentwickelt**	**Präboreal Ende**	**Boreal vollentwickelt**	**Atlantikum**	**Rezent**
W	*Platyla polita*								■	■	■
	Pagodulina pagodula									■	■
	Acanthinula aculeata								■	■	■
	Ena montana		■				■	■	■	■	■
	Merdigera obscura									■	■
	Cochlodina laminata				■		■		■	■	■
	Paracochlodina orthostoma										■
	Ruthenica filograna								■	■	■
	Macrogastra attenuata lineolata									■	■

	Taxon	Altere Dryas	Alleröd	Jüngere Dryas	Jüngere Dryas/Präboreal	Präboreal Anfang	Präboreal vollentwickelt	Präboreal Ende	Boreal vollentwickelt	Atlantikum	Rezent
	Macrogastra plicatula										
	Clausilia cruciata										
	Discus ruderatus										
	Vitrea diaphana										
	Vitrea subrimata										
	Aegopinella pura										
	Aegopinella nitens										
	Aegopinella sp.										
	Aegopis verticillus								cf.		
	Semilimax kotulae										
	Malacolimax tenellus										
	Limax sp., *Schälchen*										
	Monachoides incarnatus										
	Isognomostoma isognomostomos										
	Causa holosericea										
Wf	*Orcula dolium dolium*				cf.						
	Vertigo alpestris									cf.	
	Clausilia dubia										
	Neostyriaca corynodes										
	Balea biplicata										
W(Wf)	*Platyla gracilis*										
	Renea veneta										
	Helicigona lapicida										
Wf(Of)	*Argna biplicata excessiva*										
	Abida secale										
	Vertiginidae indet.										
	Hygromiidae, cf. *Euomphalia strigella*										
Wt(Wf)	*Vitrea contracta*										
Wf,Wt(H)	*Mediterranea depressa*										
W(Ws)	*Vertigo pusilla*										
Ws(S)	*Euomphalia strigella*										
Ws(Of)	Milacidae, Schälchen										
W,Ws(M)	*Helix pomatia*										
W(M)	*Discus rotundatus*										
	Vitrea crystallina										
	Euconulus fulvus										
	Morlina glabra glabra										
	Oxychilus sp.										
	Perpolita hammonis										
	Limacoidea, Schälchen										
	Arion fuscus										
	Fruticicola fruticum										

	Taxon	Altere Dryas	Alleröd	Jüngere Dryas	Jüngere Dryas/Präboreal	Präboreal Anfang	Präboreal vollentwickelt	Präboreal Ende	Boreal vollentwickelt	Atlantikum	Rezent
	Trochulus sericeus										
	Arianta arbustorum										
	Arianta arbustorum/*Fruticicola fruticum*										
	Cepaea hortensis										
W(Mf)	*Acicula lineata lineata*										
Wf(Mf)	*Cochlostoma septemspirale*										
W(H)	*Vertigo substriata*										
	Macrogastra ventricosa										
	Macrogastra sp.									cf.	
	Discus perspectivus										
	Semilimax semilimax										
	Vitrinidae, cf. *Semilimax* sp.										
	Trochulus cf. *striolata austriaca*										
	Petasina unidentata										
	Petasina edentula										
W(H)Wf	Clausiliidae indet.										
W(H)/Ws (S)	Hygromiidae, cf. E. *strigella*/T. *striolata*										
W(Wh)	*Aegopinella ressmanni*										
	Urticicola umbrosus										
Sf	*Vallonia costata helvetica*										
	Pyramidula pusilla										
	Chondrina arcadica clienta										
S(Sf)	*Pupilla sterrii*										
	Granaria frumentum										
XS	*Pupilla bigranata*										
X(Sf)	*Cochlicopa* cf. *lubricella*										
O	*Pupilla muscorum*										
	Vertigo pygmaea										
Of	*Chilostoma achates*							cf.			
O(Of)	*Columella columella*										
O(Ws)	*Vallonia costata costata*										
O(Ws,H)	*Vallonia* sp.										
O,S(Sf)	cf. *Pupilla* sp.										
Ot(S)	*Cecilioides acicula*										
O(X)	*Vallonia excentrica*										
O(XS)	*Pupilla* sp. (*muscorum*-Gruppe)										
O(H)	*Vallonia pulchella*										
	Vertigo heldi										
M	cf. *Oxychilus cellarius*										
	Oxychilus mortilleti										
	Vitrina pellucida										
	Trochulus hispidus										

	Taxon	**Ältere Dryas**	**Alleröd**	**Jüngere Dryas**	**Jüngere Dryas/Präboreal**	**Präboreal Anfang**	**Präboreal vollentwickelt**	**Präboreal Ende**	**Boreal vollentwickelt**	**Atlantikum**	**Rezent**
	Cepaea nemoralis										x
Mf	*Clausilia rugosa parvula*				x		x		x	x	x
M(W)	*Punctum pygmaeum*	x	x			x	x	x	x	x	x
	Arion rufus										x
M(P)	*Deroceras* sp. (Schälchen, mind. 2 Arten)		x		x	x	x	x	x	x	
M(X)	*Succinella oblonga*										x
H	*Columella edentula*		x						x		x
	Perpolita petronella		x				x				x
H(Of)	*Columella* sp.		x			x	x		x	x	
H(M)	*Cochlicopa lubrica*	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
H(Mf)	*Carychium tridentatum*		x	x	x	x	x	x	x	x	x
H,M(X)	*Cochlicopa* sp.	x		x	x		x	x		cf.	
HP	*Vallonia enniensis*										x
H(P)	*Vertigo angustior*										x
P	*Carychium minimum*										x
	Succinea putris										x
	Zonitoides nitidus										x
	Euconulus praticola	x	x	x		x	x	x	x	x	
PPp(L)	*Galba truncatula*				x		x			x	x
Q	*Bythinella austriaca*									x	x
Ql(FL)	*Euglesa personata*										x
F(L)	*Odhneripisidium tenuilineatum*										x
FPpQ	*Euglesa casertana*										x

Waldstandorte	
Trockenbiotope	
Offenland	
Mesophile	
Feuchtbiotope	
Nassbiotope – nasse Standorte, period. Tümpel, versch. Stehgewässer	
Nassbiotope – Quellen, Fließ- u. Stehgewässer	

Eine relativ hohe Beteiligung von *Vallonia costata* ist in den spätglazialen und frühholozänen Gemeinschaften der Fundstelle Elsbethen gegeben. Sie zeigt sich in denen, die der Alleröd-Schwankung zuzuordnen sind (bis zu 27,7 % der Gesamtindividuen), in der Jüngeren Dryas (bis zu 42,8 % der Individuen), am Beginn des Präboreals (35,2 % der Individuen) und während dessen Gipfelphase (bis zu 30,8 % der Individuen).
Sie ist auch schon in einem älter-dryaszeitlichen Kontext (9ijU2: 32,9 %) gegeben, bei den beiden anderen aus dieser Periode kommt sie nicht zum Ausdruck.

Zum Ausklang des Präboreals geht *V. costata* deutlich zurück (12,9 bzw. 6,1 % der Individuen), um im voll entwickelten Boreal nahezu völlig zu verschwinden [bis zu 0,5 % der Individuen; in den kleineren Gemeinschaften aus 87.30.1 und 20iF2A (4) überhaupt fehlend]; die Waldarten treten mehr und mehr in den Vordergrund. Diese Ergebnisse stehen mit den aus der Literatur bekannten in vollem Einklang, wenn auch fazielle standörtlich bedingte Unterschiede bestehen (s. oben).

In den dem Atlantikum zugeschriebenen Gemeinschaften bleibt *V. costata* minimal vertreten (0,3–1,5 % der Individuen) oder sie fehlt weiterhin; nur in der aus 6hH5 ist sie mit 7 % der Individuen enthalten. Die Waldfaunen sind differenziert, arten- und individuenreich, doch bleiben offene und halboffene Lebensräume in geringer Ausdehnung weiter bestehen. Die Clausiliidae sind günstig vertreten, ebenso die Oxychilidae und die Nacktschnecken. *Carychium tridentatum* beginnt deutlich zuzunehmen (16 % der Individuen in Kontext 6hH1). Auch in dieser Hinsicht besteht volle Übereinstimmung mit den außerösterreichischen Ergebnissen: **Die „mass invasion of woodland fauna"**, **der „abrupt decrease in *Vallonia costata* and increase in *Carychium tridentatum*"**, **die „phase of maximum assemblage diversity", die „preservation of open-ground assemblages" (HORÁČEK & LOŽEK 1988)**, **die „Clausiliidae-zone" von FŰKÖH (1991**, **1992 u. a.) mit dem „*Vallonia costata*-Minimum" und der geringen Repräsentanz der Offenland- und Steppenarten finden in dieser Fundstelle des nördlich-randalpinen Bereiches ihre volle Bestätigung.** Auch die Tatsache, dass *Discus rotundatus* gegenüber *D. ruderatus* mehr und mehr in den Vordergrund tritt, ist gegeben, am deutlichsten in der Gemeinschaft aus 6gF2. Sie tritt erst im voll entwickelten Boreal [Kontext 19/20lG3 (1)] erstmalig in Erscheinung: Ihr individuenmäßiger Anteil an der Gesamtfauna beträgt hier erst 0,5 % und steigt in den Gemeinschaften des Atlantikums auf 5,4 % (Mittelwert) an. *Discus ruderatus* fällt auf 1,1 % der Gesamtfauna ab. Dazu vergleiche PREECE & DAY (1994): Ankunft in Sidlings Copse: 8990 ± 90 a BP, Holywell Coombe: 8630 ± 120 a BP, Wateringbury: knapp vor 8470 ± 190 a BP. Konform gehen auch die Befunde von RÄHLE (1983b: 33–35) für das Helga-Abri bei Schelklingen (Horizont II F2: 8230 ± 40 a BP) und die von KÖNIGSWALD & RÄHLE (1975: Euerwanger Bühl bei Greding, Fränkischer Jura) angestellten Überlegungen: **Der Vorstoß von *D. rotundatus* bzw. der Rückgang von *D. ruderatus* in weiten Teilen Mitteleuropas an der Wende des Boreals zum Atlantikum scheint tatsächlich ein bedeutendes faunengenetisches Ereignis gewesen zu sein**, **das lokal schon früher eingesetzt hat.**

Die ^{14}C-Untersuchungen am Skelett des zweieinhalb- bis dreijährigen Kindes, das im Abri beerdigt worden war, ergaben ein Alter von 6680–7100 a BC (= 8680–9100 a BP). Zur Chronologie (frühmesolithisch: Beuronien) siehe RETTENBACHER & TICHY (1994: 636–639) und RETTENBACHER (1999). Der Chronologie des Postglazials entsprechend fällt dieses Datum in den Übergangsbereich Präboreal/Boreal. Weitere absolute Daten liegen aus einer Holzkohlenprobe aus der Brandschicht/Kulturschicht sowie aus Tierknochenresten vor:

11.620 ± 145 (konv.) a BP: Kohleprobe, aus Grabung 2, Fundlage 5b

11.130 ± 125 (konv.) a BP: Tierknochen aus Grabung 1, Fundlage 2b

Die Gemeinschaft, in der *D. rotundatus* erstmals auftrat, ist eindeutig boreal, d. h. etwas jünger als das derzeit angenommene Alter der Kindesbestattung. Dieser Befund steht im Einklang mit der Fundsituation in der durch fluviatile Erosion entstandenen Halbhöhle (vgl. die Beschreibung von RETTENBACHER & TICHY 1994 und RETTENBACHER 1999) und fügt sich in die bekannten Daten gut ein.

Das Epiatlantikum sensu JÄGER (1969) ist in keiner der Gemeinschaften erfasst. Dies wird nicht nur durch den Vergleich mit der Literatur (v. a. LOŽEK 1982, 1988, 1993; HORÁČEK & LOŽEK 1988; DAROLA & LOŽEK 1982; ALEXANDROWICZ et al. 1985; FRANK 1992/93, 2004) ersichtlich, sondern vor allem durch den Vergleich mit dem heute im Gebiet lebenden Arteninventar (siehe dort), welches zeigt, dass die volle Artengarnitur in den atlantischen Gemeinschaften noch nicht erreicht ist. Während des Epiatlantikums erreichen die Waldmalakocoenosen ihren Kulminationspunkt und maximalen Artenreichtum, doch wird die Habitatdiversität im Vergleich zu früheren Phasen des Holozäns deutlich geringer, da das geschlossene Waldland maximale Ausdehnung hat.

Die Abbildungen 40–42 stellen die obig besprochenen Entwicklungen dar, wobei jeweils aus den einer Periode zugeordneten Thanatocoenosen Mittelwerte errechnet wurden: Der Rückgang von *Vallonia costata* (Abb. 40) und *Discus ruderatus* (Abb. 41) gegen Ende des Präboreals ist deutlich zu sehen, ebenso die synchron verlaufende Zunahme von *Carychium tridentatum* (Abb. 42), welche allerdings ihr Maximum schon im voll entwickelten Boreal erreicht und im Atlantikum zurücktritt; über die folgenden Perioden kann keine Aussage getroffen werden (nach LOŽEK [1982, 1988, 1993] hat sie erst im Epiatlantikum ihr maximales Auftreten). Das *C. tridentatum*-Maximum hat in der nördlich-randalpinen Lage möglicherweise etwas früher stattgefunden als in anderen Gebieten.

Besonders dargestellt wird auch die Gruppe der Waldbewohner: Die eigentlichen Waldarten s. str. (Abb. 43) nehmen individuenmäßig mit dem vollentwickelten Präboreal deutlich zu und gehen im Atlantikum leicht zurück. Bei den Waldarten im weiteren Sinn (Abb. 44) [excl. Gruppe W(M)] ist die Tendenz auch im Atlantikum noch schwach steigend. Die Gruppe W(M) ist diejenige unter den Waldarten, die das relativ größte ökologische Spektrum aufzuweisen hat, daher wurde sie gesondert ausgewertet (Abb. 45). Die hierher gestellten Arten können auch in kleineren Gehölzformationen, in Gebüschgrup pen mit einzelnen Bäumen, in Saum- und Mantelformationen leben, d. h. die Mehrzahl unter ihnen ist eher anspruchsloser, daher weniger signifikant. Zunahmen sind vor allem bei den anspruchsvollen, thermo- und hygrophilen Arten zu verzeichnen (vgl. im Abschnitt „Faunenabfolge“): Aus Tabelle 44 geht deutlich hervor, dass die hochwarmzeitlichen Charakterelemente wie *Platyla polita*, *Pagodulina pagodula*, *Acanthinula aculeata*, *Merdigera obscura*, *Ruthenica filograna*, *Macrogastra attenuata lineolata*, *Vitrea diaphana*, *Aegopinella pura*, *Aegopis verticillus*, *Causa holosericea* erst spät in Erscheinung treten, einige davon erst im Atlantikum (*Pagodulina pagodula*, *Merdigera obscura*, *Macrogastra attenuata lineolata*, *Vitrea diaphana*, *Aegopis verticillus*). Andere sind schon während der Alleröd-Schwankung in Gebiet vorhanden, verschwinden wieder und treten während der Gipfelphase des Präboreals wieder auf. *Aegopinella nitens*, die auch gegenwärtig zu den häufigsten Waldarten des Ostalpenraumes gehört, zeigt das konstanteste Auftreten (seit der Alleröd-Schwankung, mit kurzer Unterbrechung am Beginn des Präboreals).

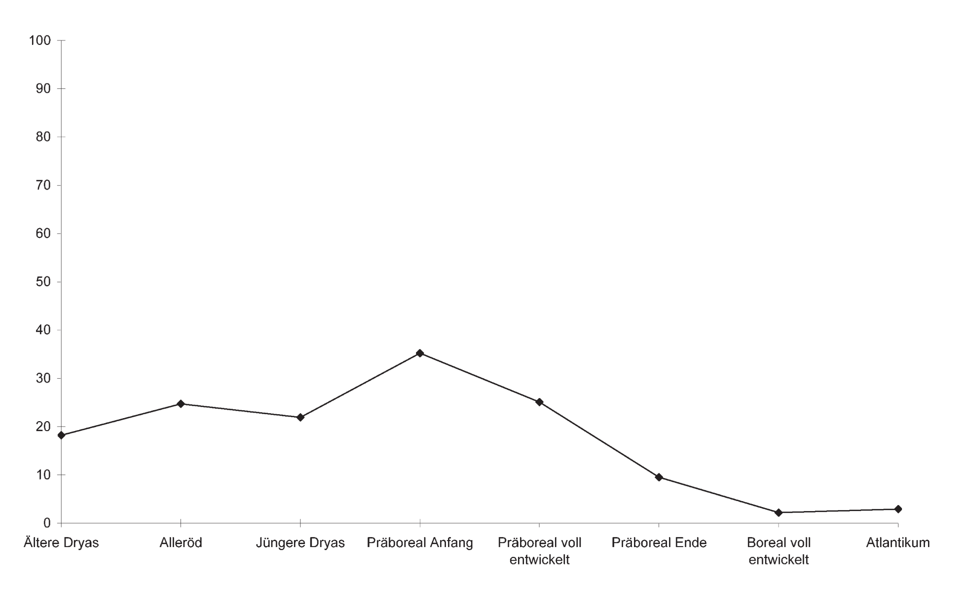


Abb. 40: *Vallonia costata.*

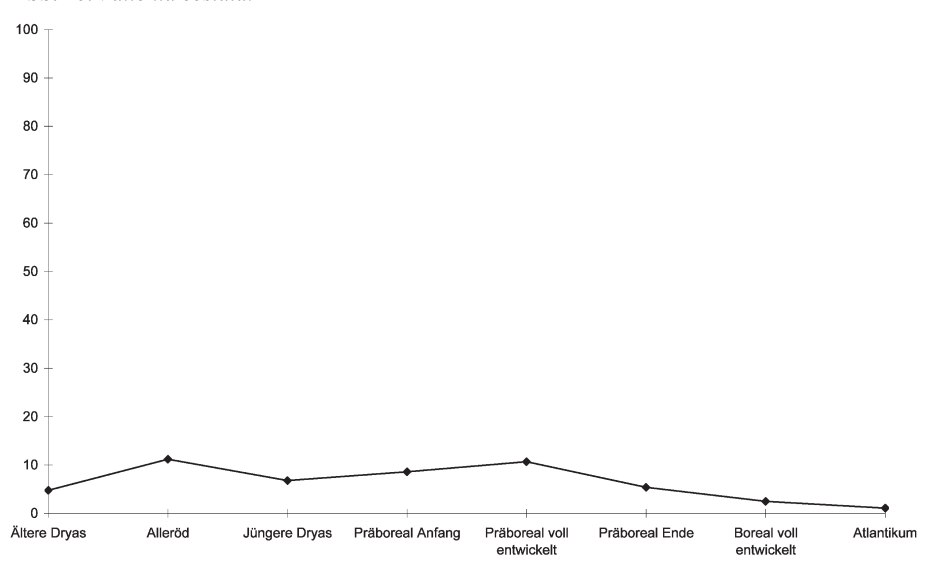


Abb. 41: *Discus ruderatus*.

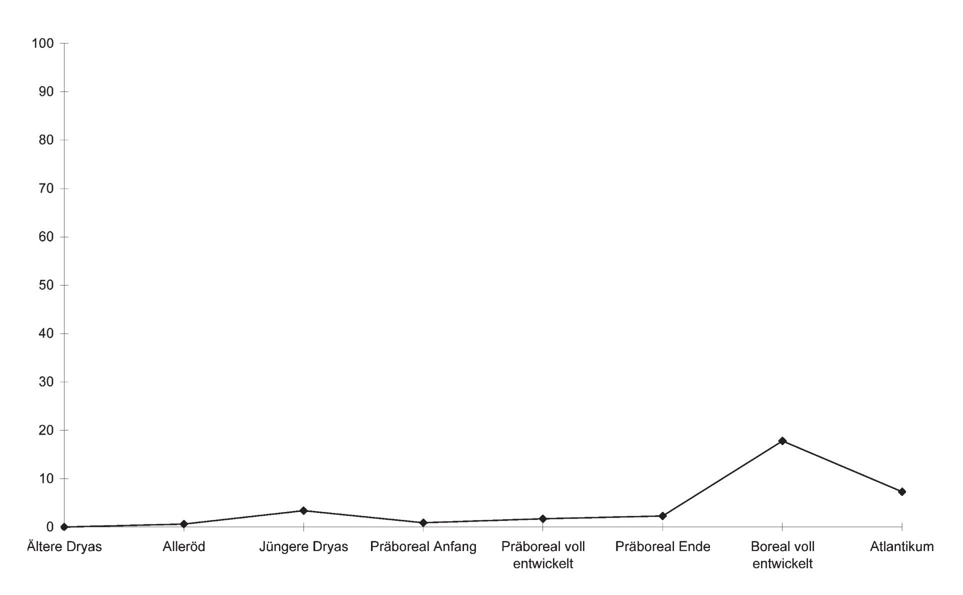


Abb. 42: *Carychium tridentatum.*

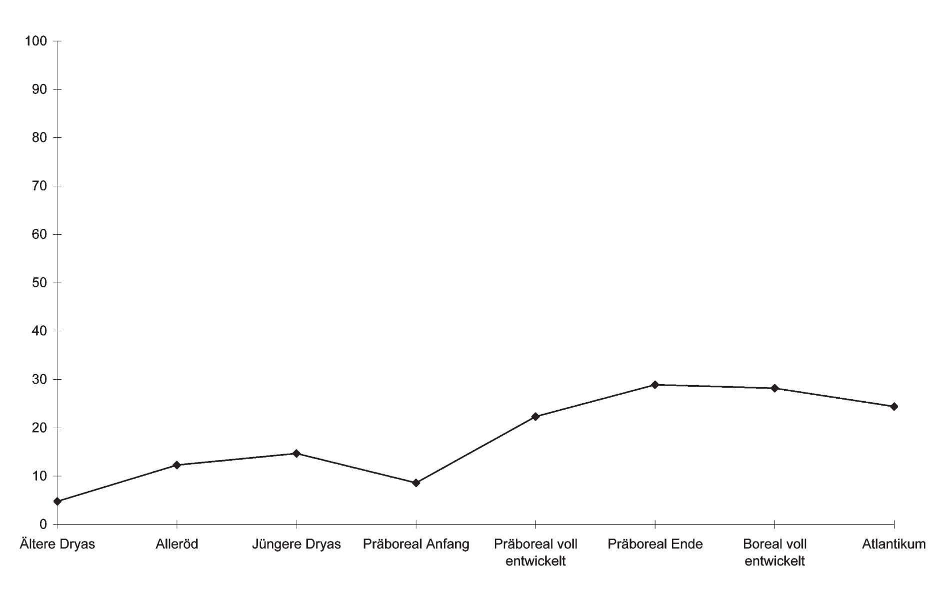


Abb. 43: Gruppe „W“ s.str.

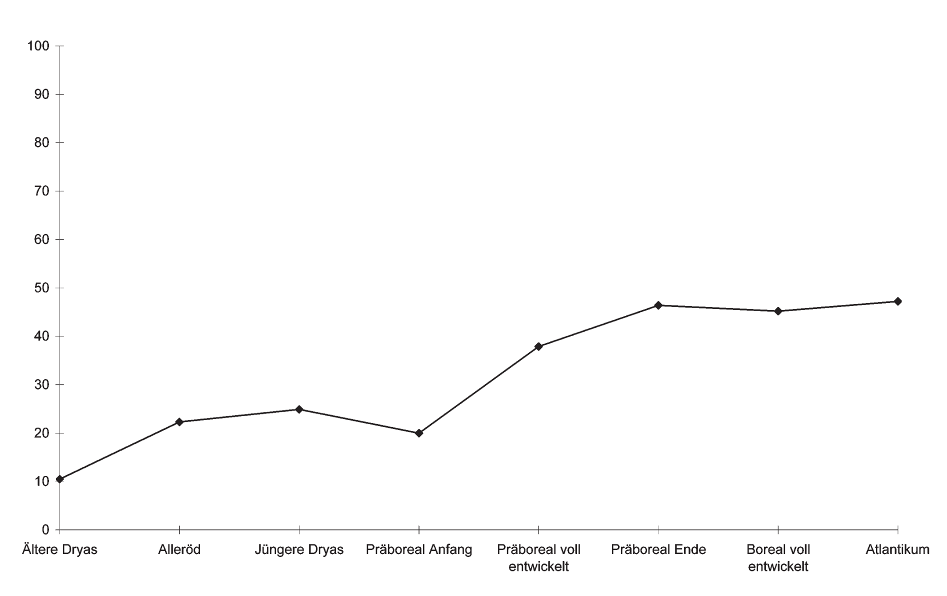


Abb. 44: Gruppe „Wald“ s.l. [ohne „W(M)“].

Es erscheint von Interesse, dass die Klimaverschlechterung der Jüngeren Dryas offenbar erst am Übergang zum Präboreal ihren Niederschlag in einigen Faunenkomponenten findet: Bei den Waldarten s. str. sinkt der individuenmäßige Anteil an der Gesamtfauna von 14,7 % (Jüngere Dryas) auf 8,6 % (Beginn des Präboreals), um während des Präboreals dann beträchtlich anzusteigen. Dies kommt auch bei der Waldartengruppe s. l. zum Ausdruck (Abb. 43, 44).

Setzt man die Gesamtzahl der heute im unmittelbaren Fundgebiet registrierten Arten (81) gleich 100 %, so beträgt die Zunahme seit der Älteren Dryas 81,5 %. In der Alleröd-Schwankung erhöhte sich die Artenzahl gegenüber der Älteren Dryas um 27,2 %, während der Jüngeren Dryas sank die Artenzahl wieder auf den in der Älteren Dryas vorhandenen Wert (in beiden Fällen 15 Arten, doch ist die Artenliste nicht ident). An der Wende zum Präboreal ist eine Zunahme von 7,4 % (gegenüber der Älteren resp. der Jüngeren Dryas) zu verzeichnen, am Beginn des Präboreals um 6,2 %, während des voll entwickelten Präboreals um 34,6 %, am Ende des Präboreals nur um 16,1 % (bedingt durch den Rückgang der anspruchsloseren Elemente), während der Gipfelphase des Boreals um 32,1 % und während des Atlantikums um 48,2 % (Abb. 46, 47). Nach LOŽEK (1965, zit. ex FŰKÖH 1991: 17, 19) erfolgte der deutlichste holozäne Faunenzuwachs im Gebiet der ehemaligen ČSFR ab der Pleistozän-Holozängrenze, während des Boreals (um 29,9 %), während des Atlantikums nur noch um 15,8 %. Am Ende des Pleistozäns lebten schon 33,3 % der tschechoslowakischen Holozänfauna im Gebiet.

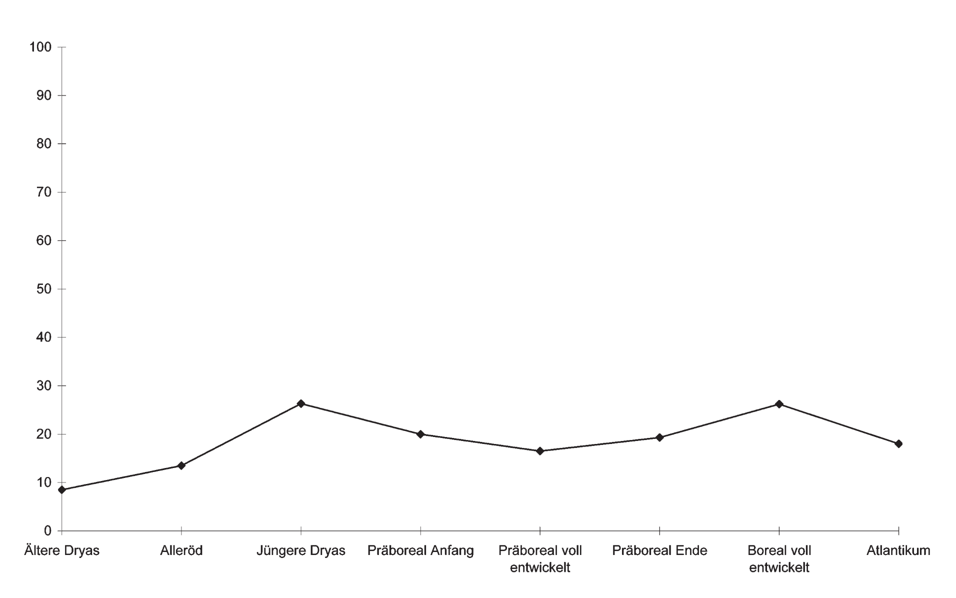


Abb. 45: Gruppe „W(M)“.

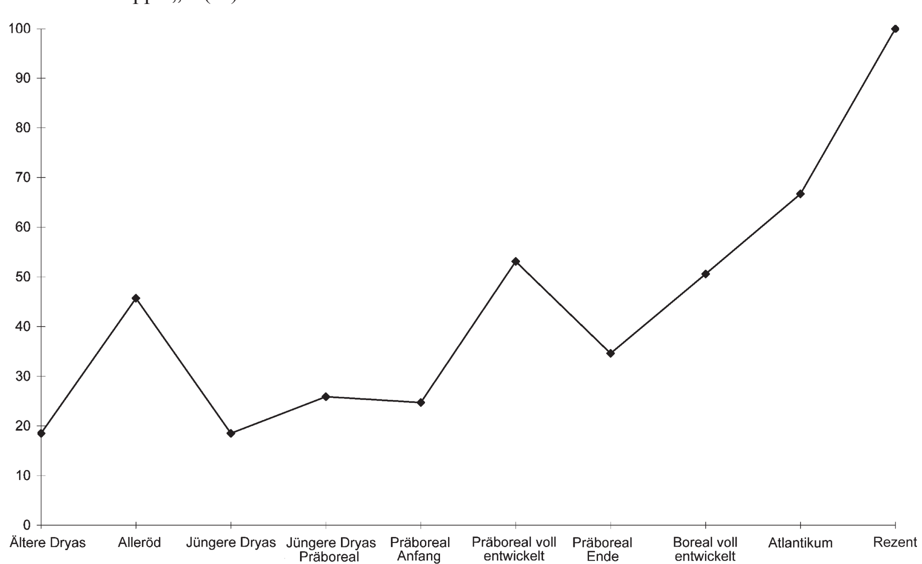


Abb. 46: Artenzuwachs seit dem Spätglazial in % gegenüber den rezenten Verhältnissen.

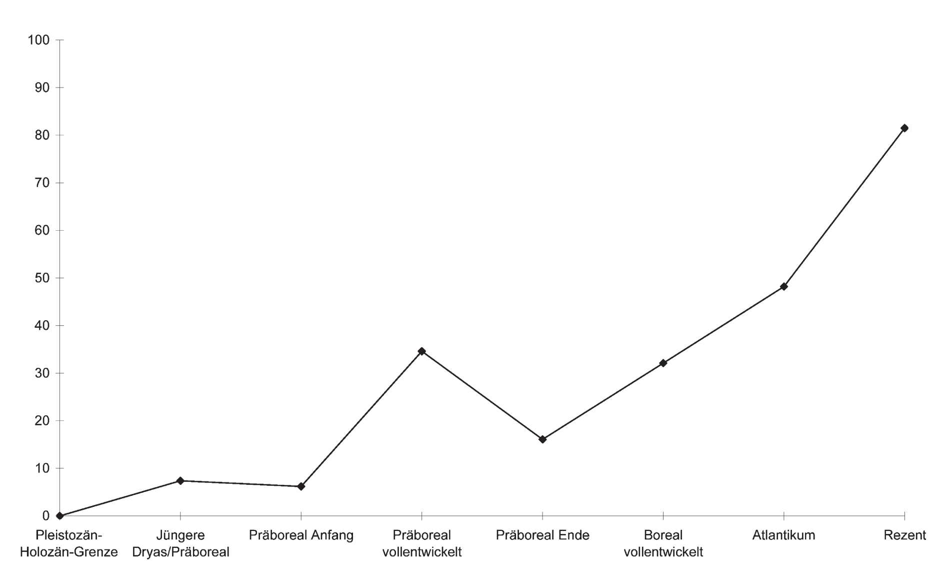


Abb. 47: Artenzuwachs gegenüber der Pleistozän-Holozän-Grenze in %.

Dieser Vergleich berücksichtigt nur die Artenzahlen, d. h., die qualitativen Faunenveränderungen nicht. Diese kommen in der Graphik „Faunenabfolgen" zum Ausdruck (siehe dort).

Die folgende Tabelle zeigt in Ergänzung zu den Abbildungen 46 und 47 die Verhältnisse im Fundgebiet, wo der Artenzustrom während des Atlantikums am spürbarsten war:

Tab. 45: Artenzuwachs seit dem Spätglazial in % gegenüber den rezenten Verhältnissen (100 %) und gegenüber der Pleistozän-Holozän-Grenze.

Periode	Artenzahl	% der rezenten Fauna	Zunahme gegenüber der Pleistozän-Holozän-Grenze
Ältere Dryas	15	18,5	
Alleröd	37	45,7	
Jüngere Dryas	15	18,5	Pleistozän-Holozän-Grenze
Jüngere Dryas / Präboreal	21	25,9	7,4
Präboreal Anfang	20	24,7	6,2
Präboreal, voll	43	53,1	34,6
Präboreal Ende	28	34,6	16,1
Boreal, voll	41	50,6	32,1
Atlantikum	54	66,7	48,2
Rezent	81	100	81,5

Tab. 46: Die relativen Anteile von *Vallonia costata* (Abb. 40), *Discus ruderatus* (Abb. 41) und *Carychium tridentatum* (Abb. 42) bzw. der ökologischen Gruppen „W“ (Abb. 43), „W(M)“ (Abb. 45) und „Wald s.l.“ (Abb. 44) an den Gesamtfaunen, berechnet nach den Mittelwerten aus den jeweiligen Fundnummern.

1. Ältere Dryas: Fundnummern 9ijU2, 9jX2 (3), 9jX2 (6)
2. Alleröd: Fundnummern 9iQ1, 9jR2, 9ihS1, 9ihS2, 8iS2, 9iT1T2, 9i (1)U1
3. Jüngere Dryas: Fundnummern 8hP1, 9jR2, 9hP1P2
4. Präboreal Anfang: Fundnummer 87.72.3
5. Präboreal voll entwickelt: Fundnummern 9hK2, 9hL1, 9hL2, 8hM1, 8hM2, 8hN1N2O1
6. Präboreal Ende: Fundnummern 20jF4, 20kF3 (2)
7. Boreal voll entwickelt: 20lG1, 19l/19kG3 (6), 19l20lG3 (1), 20kF4 (6)
8. Atlantikum: Fundnummern 6hE2, 6gF2, 6hG2, 6hH1, 6gH3, 6hH5

Periode	*Vallonia costata*	*Discus ruderatus*	*Carychium tridentatum*	Gruppe „W“ s.str.	Gruppe „W(M)“	Gruppe „Wald“ s.l. [ohne W(M)]
Ältere Dryas	18,2	4,8	0	4,8	8,5	10,5
Alleröd	24,7	11,2	0,6	12,3	13,5	22,3
Jüngere Dryas	21,9	6,8	3,4	14,7	26,3	24,9
Präboreal Anfang	35,2	8,6	0,9	8,6	20,0	20,0
Präboreal voll entwickelt	25,1	10,7	1,7	22,3	16,5	37,9
Präboreal Ende	9,5	5,4	2,3	28,9	19,3	46,4
Boreal voll entwickelt	2,2	2,5	17,8	28,2	26,2	45,2
Atlantikum	2,9	1,1	7,3	24,4	18,0	47,2

6.3. Beteiligung der ökologischen Gruppen

Tab. 47: Beteiligung der ökologischen Gruppen.

Ökol. Gruppe	spätglaziale bis früh-holozäne Gemeinschaften	atlantische Gemeinschaften	rezent
„Waldstandorte“			
W	15	17	18
Wf	4	3	3
W(Wf)	1	2	3
Wf(Of)	1	-	2
Wt(Wf)	-	1	1
Wf,Wt(H)	-	-	1
W(Ws)	1	1	1
Ws(S)	1	1	-
Ws(Of)	1	1	-
W,Ws(M)	1	1	1
W(M)	8	7	9
W(Mf)	-	-	1
Wf(Mf)	-	1	1
W(H)	5	6	6
W(Wh)	-	-	2
Gesamt	38	41	49
„Trockenbiotope“			
Sf	1	1	3
S(Sf)	2	-	-
XS	1	-	-
X(Sf)	1	-	-

Ökol. Gruppe	spätglaziale bis früh-holozäne Gemeinschaften	atlantische Gemeinschaften	rezent
Gesamt	5	1	3
„Offenland“			
O	1	-	1
Of	1	-	1
O(Of)	1	-	-
O(Ws)	1	1	1
Ot(S)	-	-	1
O(X)	1	-	1
O(H)	1	-	2
Gesamt	6	1	7
„Mesophile Standorte“			
M	3	1	4
Mf	1	1	1
M(W)	1	1	2
M(P)	2	1	-
M(X)	-	-	1
Gesamt	7	4	8
„Feuchtbiotope“			
H	2	-	2
H(M)	1	1	1
H(Mf)	1	1	1
H(Of)	-	1	-
HP	-	-	1
H(P)	-	-	1
Gesamt	4	3	6
„Nassbiotope“			
P	1	1	3
PPp(L)	1	1	1
Gesamt	2	2	4
„Gewässer“			
Q	-	1	1
QI(FL)	-	-	1
F(L)	-	-	1
FPpQ	-	-	1
Gesamt	0	1	4

Nicht weiter identifizierbare Gattungen und Familien sind nur soweit einbezogen, als es sich um solche handelt, die sonst wahrscheinlich nicht vorkommen.
Bei der Interpretation der ökologischen Gruppen wird ersichtlich, dass die Zahl der Waldarten im Postglazial deutlich zunimmt, die Gruppen der trocken-felsbetonten und offenen Lebensräume zurückgehen. Interessant sind die Verhältnisse während des Atlantikums. Die Gruppe „Trockenbiotope“ s. l. ist durch eine Art vertreten, die Gruppe „Offenland“ ebenfalls, die der „Mesophilen“ allgemein durch vier, die der „Feuchtbiotope“ durch drei (siehe Tabelle). Dies deutet darauf hin, dass während des mittelholozänen Klimaoptimums die Verhältnisse im Gebiet noch feuchter, vermutlich auch wärmer waren als heute. Die Habitatdifferenzierung dürfte schon im Atlantikum etwas zurückgegangen sein, bedingt durch die Expansion des Waldes – eine Entwicklung, die während des Epiatlantikums verstärkt worden sein dürfte. Diese Befunde (Atlantikum) entsprechen voll den Ausführung LOŽEKS (1982, 1988, 1993) bezüglich der Molluskenthanatocoenosen aus den Fundstellen der ehemaligen ČSFR.

6.4. Zoogeographische Verbreitungsgruppen

Tab. 48: Zoogeographische Verbreitungsgruppen.

Verbreitung	spätglaziale bis früh-holozäne Gemeinschaften	atlantische Gemeinschaften	rezent
kosmopolitisch	-	-	1
holarktisch	9	3	9
paläarktisch	1	1	1
westpaläarktisch	4	3	1
europäisch	6	6	8
Schwerpunkt Mitteleuropa	1	2	2
Schwerpunkt Südeuropa	1	1	1
europäisch-sibirisch	-	-	3
europäisch-asiatisch	-	-	1
westasiatisch-(mittel)europäisch	1	1	1
sibirisch-boreoalpin	2	2	1
boreoalpin	3	-	3
nord- und mitteleuropäisch	2	1	2
westeuropäisch	1	1	2
west- und mitteleuropäisch	2	3	4
nordwesteuropäisch-nordalpin	-	1	-
westeuropäisch-alpin	1	-	1
westeuropäisch-mediterran	-	-	1
westmitteleuropäisch-alpin	1	1	-
westeuropäisch-(süd)alpin	-	1	1
mitteleuropäisch	2	2	4
(ost)mitteleuropäisch	1	1	1
mittel- und osteuropäisch	1	1	1
mittel- und südosteuropäisch	1	1	1
mittel- und südeuropäisch	-	-	1
mitteleuropäisch-alpin	3	3	5
mitteleuropäisch-alpin-karpatisch	1	1	1
meridional-eurasiatisch	1	-	-
alpin	-	2	1
alpin-mediterran	1	1	2
alpin-karpatisch	1	2	3
alpin-westkarpatisch	1	2	1
nordalpin	-	-	1
Schwerpunkt nordalpin	1	-	-
nordalpin-ostmitteleuropäisch	1	-	-

Verbreitung	spätglaziale bis früh-holozäne Gemeinschaften	atlantische Gemeinschaften	rezent
(west)alpin	-	1	-
ostalpin	1	-	2
ostalpin-endemisch	-	-	2
ostalpin-südosteuropäisch	-	-	1
ostalpin-karpatisch	1	1	1
ostalpin-westkarpatisch	1	1	1
ostalpin-dinarisch	1	1	1
ostalpin-dinarisch-karpatisch	1	1	1
südalpin	-	1	2
süd- und ostalpin	-	-	1
südostalpin	-	-	1

Zuwanderungen aus den südlichen Gebieten beginnen sich ab dem Atlantikum zu manifestieren. Der ostalpin-karpatisch-balkanisch-dinarische Einfluss ist schon im Spätglazial gegeben und der faunengenetisch ältere. Tiergeographisch bemerkenswert ist *Renea veneta* mit ihrem dreigeteilten Areal: Ihre nördlichen Vorkommen liegen zwischen den Loferer Steinbergen und dem Berchtesgadener Gebiet bis in die Gegend des Hallstätter Sees; die Nordgrenze befindet sich an der Verbindungslinie zwischen Maria Plain am Stadtrand von Salzburg bzw. Bad Ischl, die Südgrenze bildet die Linie Steinwand im Hagengebirge-Abtenau-Vorderer Gosausee. Die südöstlichen Vorkommen beschränken sich auf das Gebiet vom Gardasee ostwärts über einige italienische Provinzen bis Slowenien, ostwärts bis ins Soča-Tal bei Tolmin. Das südwestliche Areal ist in der italienischen Provinz Savon gelegen (KLEMM 1974: 82, 84, 478–480, Karte 7; BOETERS et al. 1989: 209–214, Fig. 207, 210–212). Das nördliche Areal verläuft durch das Gebiet des ehemaligen Salzachgletschers, der heute für einige Arten eine deutliche Verbreitungsgrenze bildet.

In dessen Gebiet leben rezent auch *Platyla gracilis* und *Argna biplicata excessiva*. Alle drei haben ihre Hauptverbreitung im Süden und sind kalkstet. Parallelen hinsichtlich dieser Nord-Südverbreitung gibt es auch bei einigen anderen Arten bzw. Unterarten, die alle kalkstet sind. Diese Verbreitungstatsache wird dahingehend interpretiert, dass ein ehemaliges zusammenhängendes Areal durch die Emporwölbung der Tauernkette zerrissen worden sei (KLEMM 1974: 474). Diese Tiere müssten demnach zumindest in ihrem Nordareal die Vereisungen in geeigneten Refugien überdauert haben, von welchen aus sie in ihre heutigen Gebiete wieder vorgedrungen sind; nach dem letzten Kältehöhepunkt offenbar erst im Laufe der jüngeren Holozänhälfte.

Ebenfalls erwähnenswert ist *Pagodulina pagodula*: Rezent lebt im Gebiet der Salzburger-Berchtesgadener Alpen die Unterart *P. pagodula principalis* KLEMM 1939 (KLEMM 1974: 143–144, Karte 32). Die in den Thanatocoenosen von 6hE2, 6gF2 und 6hH5 vorkommende *Pagodulina* entspricht aber hinsichtlich Form, Größe und Rippung mehr der *altilis* KLEMM 1939, die nordöstlich an das *principalis*-Areal anschließt und ihre Hauptverbreitung im äußersten Nordosten des Alpenraumes, im Wiener Wald, hat (KLEMM 1974: 145, Karte 32; FRANK 2006: 164–166, Karten 81, 82). Da es im Berührungsgebiet der Areale Übergänge *principalis-altilis* gibt, wäre es denkbar, dass es sich bei diesen um

recht junge Differenzierungen handelt, die erst im Laufe des Mittelholozäns entstanden sind. Dafür würde auch sprechen, dass die wenigen mittel- und jungpleistozänen *P. pagodula*-Belege aus Österreich (mittelpleistozän: Krems-Schießstätte; jungpleistozän: Aigen-Hohlweg, Furth-Hohlweg, Paudorf; FRANK 2006: 166; Karte 80) auch noch keine eindeutige Zuordnung erlauben.

7. Anhang: Einzelaufsammlungen

Es handelt sich mit wenigen Ausnahmen um Reste mittelgroßer, auch großer Arten aus der Gruppe „Waldstandorte" s. l. Sie werden ohne weitere Kommentare und der Vollständigkeit halber in dieser Form aufgelistet, da sie chronologisch nicht verlässlich einzuordnen sind.

Tab. 49: 10iJ2. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Reste von Kleinsäugerknochen, 1 (Kleinsäuger-)Zahn; pflanzliche Makroreste.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W: *Discus ruderatus* (1)	1 (33,3)	1 (12,5)
W(M): *Arianta arbustorum* (6)	1 (33,3)	6 (75,0)
„Feuchtbiotope"		
H,M(X): *Cochlicopa* sp. (1)	1 (33,3)	1 (12,5)
Gesamt	3	8

Tab. 50: 19kH3 (2).

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W(M): *Arianta arbustorum* (3)	1 (100)	3 (100)
Gesamt	1	3

Tab. 51: 20jD1D2E1. Substratmenge: <1 l.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W: *Monachoides incarnatus* (1)	1 (33,3)	1 (33,3)
W,Ws(M): *Helix pomatia* (1)	1 (33,3)	1 (33,3)
W(M): *Fruticicola fruticum* (1)	1 (33,3)	1 (33,3)
Gesamt	3	3

Tab. 52: 20jD3. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Regenwurm-Kalkkonkremente (2), einzelne Holzkohlesplitter

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte"		
W: *Monachoides incarnatus* (1)	1 (50,0)	1 (50,0)
W,Ws(M): *Helix pomatia* (1)	1 (50,0)	1 (50,0)
Gesamt	2	2

Tab. 53: 20jE2. Substratmenge: <1 l.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Cochlodina laminata* (1)	1 (50,0)	1 (50,0)
W,Ws(M): *Helix pomatia* (1)	1 (50,0)	1 (50,0)
Gesamt	2	2

Tab. 54: 20jF1. Substratmenge: <1 l. Beifunde: Holzkohlesplitter (einzeln). Splitter, nicht mehr getrennt: 3.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W,Ws(M): *Helix pomatia* (1)	1 (20,0)	1 (11,1)
W(M): *Discus rotundatus* (1), *Arianta arbustorum* (1)	2 (40,0)	2 (22,2)
W(H): *Macrogastra* sp., cf. *ventricosa*/*plicatula* (2), *Petasina unidentata* (4)	2 (40,0)	6 (66,7)
Gesamt	5	9

Tab. 55: 20lF1+F2.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W(M): *Fruticicola fruticum* (1)	1 (100)	1 (100)
Gesamt	1	1

Tab. 56: F9IV/4/2. Im Verband mit Wirbeltierresten (Bearbeitung: G.K. KUNST).

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W(M): *Arianta arbustorum* (2)	1 (100)	2 (100)
Gesamt	1	2

Tab. 57: 20kF4 (2).

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Aegopinella nitens* (1)	1 (50,0)	1 (25,0)
W(M): *Arianta arbustorum* (3)	1 (50,0)	3 (75,0)
Gesamt	2	4

Tab. 58: 20kF4 (6). Substratmenge: <1 l. Beifunde: Knochenreste.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Aegopinella nitens* (3), *Monachoides incarnatus* (1)	2 (50,0)	4 (44,4)
W(M): *Fruticicola fruticum* (2)	1 (25,0)	2 (22,2)
W(H): *Petasina unidentata* (3)	1 (25,0)	3 (33,3)
Gesamt	4	9

Tab. 59: 20kG1 (6). Substratmenge: <1 l.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Ena montana* (1), *Aegopinella nitens* (1), *Monachoides incarnatus* (1)	3 (60,0)	3 (60,0)
W(M): *Fruticicola fruticum* (1), *Arianta arbustorum* (1)	2 (40,0)	2 (40,0)
Gesamt	5	5

Tab. 60: 20lH1 (1).

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Isognomostoma isognomostomos* (1)	1 (50,0)	1 (50,0)
W(M): *Arianta arbustorum* (→ alpicola; 1)	1 (50,0)	1 (50,0)
Gesamt	2	2

Tab. 61: 20lK1 (1).

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W(M): Limacoidea (Schälchen; 1), *Arianta arbustorum* (1)	2 (100)	2 (100)
Gesamt	2	2

Tab. 62: 87.19.2.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W(M): *Fruticicola fruticum* (1)	1 (100)	1 (100)
Gesamt	1	1

Tab. 63: 10gJ2. Substratmenge: 680 g (0,5 l). Beifunde: Holzkohlesplitter, 1 Knochensplitter, 1 pflanzlicher Makrorest.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
Wf: *Clausilia dubia* (1)	1 (16,7)	1 (11,1)
W(H)Wf: Clausiliidae, nicht bestimmbar (1)	1 (16,7)	1 (11,1)
W(M): *Arianta arbustorum* (cf.; 1)	1 (16,7)	1 (11,1)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (4)	1 (16,7)	4 (44,4)
„Feuchtbiotope“		
H,M(X): *Cochlicopa* sp. (1)	1 (16,7)	1 (11,1)
„Nassbiotope“		
PPp(L): *Galba truncatula* (1)	1 (16,7)	1 (11,1)
Gesamt	6	9

Arten- und individuenarme Thanatocoenose, bestehend aus anspruchslosen Arten; vorherrschend *Vallonia costata*.

Klimacharakter: trocken bis höchstens mittelfeucht, kühl.

Zeitliche Einstufung: Jüngere Dryaszeit?

Tab. 64: 10hK2. Substratmenge: 670 g (0,5 l). Splitter, nicht mehr bestimmt (überwiegend *Arianta arbustorum*): 30. Beifunde: Holzkohleflitter, Knochenreste.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: *Discus ruderatus* (6), *Aegopinella nitens* (1)	2 (15,4)	7 (9,4)
Wf: *Clausilia dubia* (2)	1 (7,7)	2 (2,7)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (1)	1 (7,7)	1 (1,3)
Ws(Of): cf. Milacidae (Schälchen, 3 mm dick; 1)	1 (7,7)	1 (1,3)
W(M): *Vitrea crystallina* (1), *Fruticicola fruticum* (3), *Arianta arbustorum* (13)	3 (23,1)	17 (23,0)
W(H): *Petasina unidentata* (2)	1 (7,7)	2 (2,7)
„Offenland“		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (37)	1 (7,7)	37 (50,0)
„Mesophile Standorte“		
Mf: *Clausilia rugosa parvula* (1)	1 (7,7)	1 (1,3)
„Feuchtbiotope“		
H(M): *Cochlicopa lubrica* (5)	1 (7,7)	5 (6,7)
„Nassbiotope“		
PPp(L): *Galba truncatula* (1)	1 (7,7)	1 (1,3)
Gesamt	13	74

Überwiegend inadulte Individuen bei *Vallonia costata costata*. – Prädominanz von *V. costata* (50 % der Gesamtindividuen); damit ausgedehnte, offene bis gebüschbestockte, grasige Flächen. Wahrscheinlich kleinere Baumbestände, vermutlich höherer Coniferenanteil.

Klimacharakter: kühl bis gemäßigt, trocken bis höchstens mittelfeucht.

Zeitliche Einstufung: ?

Tab. 65: 20j12. Substratmenge: 500 g. Beifunde: Holzkohleflitter, Knochensplitter, 1 pflanzlicher Makrorest, 1 ?Eischalenrest.

Ökol. Gruppe / Taxon	A (%)	I (%)
„Waldstandorte“		
W: cf. *Macrogastra plicatula* (1), *Monachoides incarnatus* (1)	2 (20,0)	2 (18,2)
Wf: *Orcula* cf. *dolium* (1)	1 (10,0)	1 (9,1)
W(Ws): *Vertigo pusilla* (1)	1 (10,0)	1 (9,1)
W(M): *Arianta arbustorum* (1)	1 (10,0)	1 (9,1)
W(H): *Petasina unidentata* (2)	1 (10,0)	2 (18,2)
W(H)Wf: Clausiliidae, nicht bestimmbar (1)	1 (10,0)	1 (9,1)
„Feuchtbiotope“		
H(Mf): *Carychium tridentatum* (1)	1 (10,0)	1 (9,1)
H,M(X): cf. *Cochlicopa* sp. (1)	1 (10,0)	1 (9,1)
„Nassbiotope“		
PPp(L): *Galba truncatula* (1)	1 (10,0)	1 (9,1)
Gesamt	10	11

Kleine Gemeinschaft mit Wald- und Feuchtigkeitszeigern sowie Hinweisen auf die Entwicklung einer Krautschicht.

Klima: gemäßigt, mittelfeucht.

Zeitliche Einstufung: ?

Tab. 66: 10gH2. Substratmenge: 680 g (0,75 l). Beifunde: Holzkohleflitter, Knochensplitter (u. a. 1 Wirbel).

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte"		
W: *Cochlodina laminata* (1), *Macrogastra plicatula* (1), *Monachoides incarnatus* (1)	3 (23,1)	3 (13,6)
Wf: *Clausilia dubia* (1)	1 (7,7)	1 (4,5)
W(M): *Discus rotundatus* (4), *Vitrea crystallina* (1), *Perpolita hammonis* (1), *Fruticicola fruticum* (2), *Arianta arbustorum* (5)	5 (38,5)	13 (59,1)
„Offenland"		
O(Ws): *Vallonia costata costata* (1)	1 (7,7)	1 (4,5)
„Mesophile Standorte"		
M(P): *Deroceras* sp., Schälchen (2 mm L, fast glatt; 1)	1 (7,7)	1 (4,5)
„Feuchtbiotope"		
H(M): *Cochlicopa* cf. *lubrica* (1)	1 (7,7)	1 (4,5)
H(Mf): *Carychium tridentatum* (2)	1 (7,7)	2 (9,1)
Gesamt	13	22

Die Schale von *Vallonia costata costata* wurde von der Mündung her aufgebissen (Oberseite des letzten Umganges; Prädator?).

Arten- und individuenarme Gemeinschaft, die offensichtlich eine Übergangsphase repräsentiert; starke Prädominanz der Gruppe W(M) (59,1 % der Gesamtindividuen). Vermutlich waren Gebüsch- und Strauchformationen die vorherrschenden gegenüber größeren geschlossenen Waldbiotopen.

Klima: mittelfeucht, mäßig warm.

Zeitliche Einstufung: ?

Tab. 67: 20lC. Substratmenge: 280 g (0,25 l). Beifunde: viele Holzkohlesplitter, wenige Reste von Knochen und Zähnen (Kleinsäuger); Regenwurm-Kalkkonkremente (3); einzelne Schalensplitter angekohlt.

Ökol. Gruppe / Taxon	**A (%)**	**I (%)**
„Waldstandorte"		
W: *Monachoides incarnatus* (1)	1 (20,0)	1 (20,0)
W(M): Limacoidea (Schälchen; 1), *Arianta arbustorum* (1)	2 (40,0)	2 (40,0)
W(H): *Petasina unidentata* (1)	1 (20,0)	1 (20,0)
„Mesophile Standorte"		
Mf: *Clausilia rugosa parvula* (1)	1 (20,0)	1 (20,0)
Gesamt	5	5

Trotz des geringen Materiales ist Wald-, Feuchtigkeits- und Felsbetonung erkennbar, auch das Vorhandensein krautiger Vegetation. Eine zeitliche Einstufung ist kaum möglich.

8. Bemerkungen über Molluskenschalen als Schmuck

Das Kindergrab enthielt keinen Schmuck aus Molluskenschalen. Solche Beigaben sind generell von höchstem Interesse, da zum Teil weit reichende Handelsbeziehungen daraus rekonstruierbar sind. Teilweise handelt es sich um festschalige, marine oder limnische Fossilien, teilweise direkt am Meere gesammelte quartäre Arten. Beispiele dafür: Die Magdalénien-Station Petersfels bei Engen (Hegau, RÄHLE 1983a: 156; 158 – Hinweise auf andere Fundstellen, die zu Schmuckzwecken verarbeitete Tertiärfossilien enthalten); Probstfels bei Beuron, Falkensteinhöhle bei Thiergarten an der oberen Donau, Große Ofnethöhle im Nördlinger Ries, Burghöhle Dietfurt, Zigeunerfels bei Sigmaringen (mesolithische Kulturschichten; RÄHLE 1980: 163-168 mit Abb. 2: Karte mit vermutlichen Herkunftsgebieten von Schmuckmollusken aus mesolithischen Kulturschichten in Süddeutschland, Frankreich und der Schweiz); Hohler Fels bei Schelklingen (überwiegend Magdalénien, zwei Fragmente aus dem Gravettien-Horizont; RÄHLE 1981); Helga-Abri bei Schelklingen (oberste mesolithische Fundschichten; RÄHLE 1983b: 35); nochmals Hohler Fels bei Schelklingen und Petersfels bei Engen (Magdalénien-Horizonte AHIa–Ic, jungpaläolithischer Horizont AHIIa des ersteren; Magdalénien des letzteren; RÄHLE 1994; Tab. 1 mit den vermutlichen Herkunftsgebieten der Arten); Abri Felsställe bei Mühlen, Stadt Ehingen (jungpaläolithisch-frühmesolithische Station; RÄHLE 1987b; Tab. 1 mit den als Schmuckschalen verwendeten Arten aus jungpaläolithischen und mesolithischen Fundschichten aus dem Hegau und dem oberen Donaugebiet).

Eine Übersicht über Schmuckschalen aus österreichischen Fundstellen gibt SIMMETSBERGER (1993). Die urnenfelderzeitlichen Schmuckschnecken aus Nußdorf ob der Traisen (Niederösterreich) beschreibt FRANK (2000). Anlässlich dieser Studie wird eine ausführliche Zusammenschau zu der dieses Thema betreffenden Literatur gegeben, die eine erste allgemeine Übersicht ergänzt (FRANK 1990).

9. Danksagung

Für die Überlassung der Sedimentproben, der Unterlagen und der Abbildungen der Fundstelle bin ich Herrn Mag. pharm. DDr. Ch. RETTENBACHER (Klosterneuburg) sehr zu Dank verpflichtet. Ebenso danke ich seinem Dissertationsbetreuer, Herrn emer. Univ.-Prof. Dr. F. FELGENHAUER (Wien), der unsere Kontaktaufnahme vermittelte. Frau Dr. R. TRÖSTL, Frau Mag. J. TAMNIG und Herrn Mag. R. CEJKA (alle Wien) nahmen mir das zeitaufwändige Schlämmen und Aussortieren der Proben ab, wofür ich mich herzlichst bedanke. Dank schulde ich weiters Frau Dipl.-Graph. H. GRILLITSCH (Wien) für das Fotografieren ausgewählter Objekte, Herrn Dr. R. GINNER (Wien) für das Entwickeln der Negative und Herrn Mag. F. STADLER (Königstetten) für die Computerfassung, das Erstellen der Grafiken und das Scannen der Tafeln.

10. Zusammenfassung

Mollusca (Gastropoda) aus dem Abri von Elsbethen (Zigeunerwand, Kat.-Nr. 1526/9; Salzburg): Rekonstruierte Faunenabfolgen vom Spätglazial bis zum mittelholozänen Klimaoptimum und Versuch überregionaler Korrelationen.

Von der Fundstelle des Abri von Elsbethen (Salzburg) gelangten 55 Proben, größtenteils Sedimentproben und einige Einzelaufsammlungen aus stratifizierten Fundkontexten zur malakologischen Untersuchung. Die Auswertung ermöglichte aufgrund der reichen Molluskenführung eine ziemlich gute Zuordnung der einzelnen Gemeinschaften zu spätglazialen bis mittelholozänen Phasen: Drei Gemeinschaften repräsentieren mit hoher Wahrscheinlichkeit die Ältere Dryaszeit, sieben die Allerödschwankung, zwei weitere vermutlich auch; drei die Jüngere Dryas; eine das beginnende, sechs das voll entwickelte und zwei vermutlich das ausklingende Präboreal, sechs das Boreal und sechs das Atlantikum. Insgesamt ließen sich 72 Gastropodenarten bzw. 8911 Individuen bestimmen.

Allmähliche Klima- und Vegetationsänderungen, die diese Perioden vermutlich charakterisiert haben, ließen sich darstellen. Diese Veränderungen erfolgten offenbar in Form langsamer und fließender Übergänge, ohne markante, abrupte Schwankungen. Daher sind auch die Vegetationsänderungen, zumindest die durch die Gastropodensequenzen dokumentiert sind, langsame und kontinuierliche. Gänzlich gehölzfreie Standorte oder tundrenartige Habitate waren auch in den kühleren Phasen offenbar in diesem Gebiet nicht gegeben, auch nicht in der Jüngeren Dryaszeit. Diese Studie ist eine weitere Ergänzung zu einer Reihe von Molluskenthanatocoenosen aus Ostösterreich, die FRANK in DÖPPES & RABEDER (1997) untersuchte.

Ein interessanter zoogeographisch-faunengenetischer Akzent, der von FRANK in DÖPPES & RABEDER (1997) ausführlich diskutiert wird, hat ebenfalls eine Bestätigung gefunden. Die wesentlichen markanten Zuwanderer (und Rückwanderer?) zur zentraleuropäischen Fauna aus den südlichen und südöstlichen Rückzugsgebieten sind offenbar erst im Holozän, vor allem ab dem mittleren Holozän infolge des atlantisch-epiatlantischen Waldoptimums, gekommen.

Die einzelnen Thanatocoenosen wurden genau analysiert, die arten- und individuenmäßigen Anteile an der Gesamtfauna berechnet und ausgewertet. Dann wurden die Ergebnisse interpretiert und mit deutschen, englischen, französischen, Schweizer, slowakischen, tschechischen und ungarischen Befunden verglichen. Außerdem wurden Chronologien des Spätglazials, die aufgrund von Jahrringen, Isotopenkurven und ^{14}C-Daten erstellt wurden, zum Vergleich der zeitlichen Einstufungen herangezogen.

Die Ergebnisse sind äußerst interessant und lassen sich überregional korrelieren.

Karpatisch-balkanische Elemente sind in den spätglazialen bis jungholozänen Gemeinschaften schon deutlich repräsentiert. Dieser Einfluss auf die östliche Ostalpen- und -randfauna ist der viel ältere als der aus dem Süden: Zumindest seit der Plio-Pleistozängrenze und seit dem Oberpliozän ist diese Betonung der Fauna die weit ausgeprägtere (FRANK in DÖPPES & RABEDER 1997). Gegenüber den rezenten Faunenverhältnissen hat sich bei den ostalpin-karpatisch-dinarischen Komponenten in den spätglazialen bis frühholozänen Faunen keine wesentliche Verschiebung ergeben, dagegen bei den südlichen eine deutliche.

Die Entwicklung der europäischen Molluskenfaunen während des Mittelholozäns wird im Vergleich mit verschiedenen Literaturbefunden besprochen. Dabei wird darauf hingewiesen, dass es hinsichtlich der Unterteilung der jüngeren Holozänhälfte Unterschiede bei den einzelnen Autoren gibt, vor allem in der Abgrenzung des Atlantikums und des Subboreals. JÄGER (1969) schlug die Errichtung einer zusätzlichen Phase (Epiatlantikum) und die Eingrenzung des Subboreals auf die ausgeprägte Trockenschwankung zwischen etwa 1300–700 a BC vor. Die vorliegende Studie richtete sich nach dieser Holozängliederung, obwohl das Epiatlantikum selbst nicht durch die Thanatocoenosen fassbar war. Dieses konnte in einer früheren Studie der Autorin (FRANK 1992/93, 2004) an Fundstellen nördlich der Donau (Kamptal) dargestellt werden.

Durch die unterschiedliche Holozängliederung stößt auch der Versuch einer Parallelisierung der Ergebnisse auf gewisse Schwierigkeiten, obwohl die Vergleichbarkeit der Daten aus dem Spätglazial und dem älteren Holozän (Präboreal, Boreal) recht gut ist.

In der umfassenden Diskussion werden die Faunenabfolgen und -veränderungen im Fundgebiet ab der Älteren Dryaszeit besprochen. Eine deutliche Zunahme der wärme- und feuchtigkeitsbedürftigen Waldarten erfolgte während der Gipfelphase des Präboreals. Das Faunenbild im Atlantikum entspricht schon weitgehend dem heutigen des Gebietes.

Die hohe Beteiligung von *Vallonia costata* an den spätglazialen bis frühholozänen Thanatocoenosen der Fundstelle und ihr deutlicher Rückgang am Ende des Präboreals bis zum fast völligen Verschwinden während der Gipfelphase des Boreals steht in völligem Einklang mit den Verhältnissen verschiedener außerösterreichischer Profile. Auch hinsichtlich der differenzierten, arten- und individuenreichen Waldfaunen des Atlantikums, die durch günstige Repräsentanzen der Clausiliidae, Oxychilidae und der Nacktschnecken sowie die prozentuelle Zunahme von *Carychium tridentatum* gekennzeichnet sind, besteht überregionale Korrelationsmöglichkeit. Das Erscheinen von *Discus rotundatus* im voll entwickelten Boreal und ihre Zunahme während des Atlantikums, parallel mit dem Rückzug von *Discus ruderatus*, die hier auf 1,1 % der Gesamtindividuen zurückgeht, geht ebenfalls mit den europäischen Befunden konform, wobei sie hier ähnlich wie in Südengland offenbar etwas früher als sonst aufgetreten ist. Auch das Maximum von *Carychium tridentatum* scheint hier in der nördlich-randalpinen Lage früher erreicht worden zu sein, nämlich während der Gipfelphase des Boreals (nach LOŽEK 1982, 1988, 1993 erst im Epiatlantikum). Während des Atlantikums tritt sie wieder zurück, doch kann auch nicht ausgeschlossen werden, dass während des an der Fundstelle nicht fassbaren Epiatlantikums erneut dichtere Populationen aufgetreten sind. Hochwarmzeitliche Charakterarten wie *Platyla polita*, *Renea veneta*, *Pagodulina pagodula*, *Cochlostoma septemspirale*, *Ruthenica filograna* u. a. treten erst spät in Erscheinung; einige erst im Atlantikum, andere sind schon während der Alleröd-Erwärmung im Gebiet vorhanden, verschwinden dann aber und treten erst wieder während des voll entwickelten Präboreals auf. Interessanterweise scheint sich die Abkühlung der Jüngeren Dryas bei einigen Faunenkomponenten erst am Übergang zum Präboreal manifestiert zu haben: Die Waldarten s. str. sinken von 14,7 % der Gesamtindividuen (Jüngere Dryas) auf 8,6 % (Beginn des Präboreals), um dann während des Präboreals beträchtlich anzusteigen. Dasselbe gilt auch für die Waldarten s. l. [ohne die Gruppe W(M)], die von 24,9 % auf 20,0 % zurückgehen.

Der Vergleich der ökologischen Gruppen zeigt, dass es während des mittelholozänen Klimaoptimums im Gebiet feuchter, vermutlich auch wärmer war als heute: Im Atlantikum gehen die Repräsentanten der Standortsgruppen „Trockenbiotope" und „Offenland" deutlich zurück, die Waldstandorte expandierten. Ab dieser Zeit beginnen sich auch Zuwanderungen aus den südlichen Gebieten zu manifestieren.

Zuletzt wurden die Einzelaufsammlungen bestimmt und aufgelistet. Molluskenbeigaben, die als Schmuck, Bestandteile einer Tracht oder in amuletthafter Verwendung der Kinderbestattung beigegeben gewesen wären, konnten bis jetzt nicht gefunden werden. Da dies in mesolithischen Gräbern Deutschlands beispielsweise oft der Fall ist bzw. diese Verwendung von Molluskenschalen auch aus österreichischen Bestattungen bekannt ist, wurde dieses Thema noch kurz diskutiert.

11. Literatur

ADENSAMER W. (1937): *Cylindrus obtusus* (DRAP. 1805), seine relikthafte Verbreitung und geringe Variabilität, sowie zoogeographisch-phylogenetische Betrachtungen über alpine Gastropoden überhaupt. — Arch. Moll. **69**: 66–115.

ALEXANDROWICZ S.W. (1983): Malacofauna of Holocene calcareous sediments of the Cracow Upland. — Acta Geol. Polon. **33**: 119–158, 3 taf.

ALEXANDROWICZ S.W. (1984): Srodkowoholocenska Malakofauna z Harcygrundu Kolo Czorsztyna (Pieniski Pas Skalnowy). — Stud. Geol. Polon. **83**: 95–116.

ALEXANDROWICZ S.W., NADACHOWSKI A., RYDLEWSKI J., VALDE-NOVAK P. & W. WOLOSZYN (1985): Subfossil Fauna from a Cave in the Sobczanski Gully (Pieniny Mts., Poland). — Fol. Quatern. **56**: 57–78.

ANT H. (1961): Zur Frage der Artberechtigung, der Synonymie und der Verbreitung von *Vertigo heldi* (CLESSIN, 1877). — Arch. Moll. **90** (4/6): 165–169.

ANT H. (1965): Der boreoalpine Verbreitungstypus bei europäischen Landgastropoden. — Zool. Anz. Suppl. **28**: 326–335.

BÁBA K. & L. FŰKÖH (1984): Holocén és recens malakológiai adatok értékelése állatföldrajzi és ökológiai módszerekkel a Bükkben. — Malak. Tájekoztató **4**: 42–53.

BECKER B., KROMER B. & P. TRIMBORN (1991): A stable-isotope tree ring time scale of the late glacial/holocene boundary. — Nature **353**: 647–649.

BEHRE K.E. (1978): Die Klimaschwankungen im europäischen Präboreal. — Petermann's Geograph. Mitt. 1978/**2**: 97–102.

BOETERS H.D., GITTENBERGER E. & P. SUBAI (1989): Die Aciculidae (Mollusca: Gastropoda, Prosobranchia). — Zool. Verhandel. Rijksmus. Natuur. Hist. Leiden **252**: 1–234.

BROEKER W.S., ANDREE M., WÖLFLI W., OESCHGER H., BONANI G., KENNETT J. & D. PETEE (1988): The chronology of the last deglaciation: Implications to the course of the Younger Dryas event. — Paleoceanogr. **3**: 1–19.

BROEKER W.S., KENNETT J., FLOWER B., TELLER J., TRUMBORE S., BONANI G. & W. WÖLFLI (1989): Routing of the meltwater from the Laurentide ice street during the Younger Dryas cold episode. — Nature **341**: 318–320.

DAROLA J. & V. LOŽEK (1982): Kvartérní fauna a stratigrafi převisu v rezervaci brálie u malých Kršteňan. — Československý Kras **33**: 53–67.

DEHM R. (1976): Die Landschnecke *Discus ruderatus* im Postglazial Süddeutschlands. — Mitt. Bayer. Staatssammlung, Pal. hist. Geol. **7**: 135–155.

DOMOKOS T. & L. FŰKÖH (1984): A *Granaria frumentum* (Draparnaud 1801) héjmorfológiája klímavizsgálatok tükrében (Gastropoda: Chondrinidae). — Fol. Hist.-Nat.-Mus. Mátr. **9**: 91–107.

DÖPPES D. & G. RABEDER (Hrsg.; 1997): Pliozäne und pleistozäne Faunen Österreichs. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. **10**: 1–411.

DRAXLER I. (1987): Zur Vegetationsgeschichte und Stratigraphie des Würmspätglazials des Traungletschergebietes. — Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss. **7**: 37–49.

FAIRBANKS R. (1989): A 17.000-year glacio-eustatic sea level record: Influence of glacial melting rates on the Younger Dryas event and deep-ocean circulation. — Nature **342**: 637–642.

FALKNER G. (1982): Zur Problematik der Gattung *Trichia* (Pulmonata, Helicidae) in Mitteleuropa. — Mitt. dtsch. malakozool. Ges. **3**: 30–33.

FALKNER G. (1985): *Helix liminifera* HELD 1836 im Rassenkreis der *Petasina edentula* (DRAPARNAUD) (Gastropoda: Hygromiidae). — Heldia **1** (3): 89–94, Taf. 11, 12.

FALKNER G. (1990): Vorschlag für eine Neufassung der Roten Liste der in Bayern vorkommenden Mollusken. — Schriftenr. Bayer. Landesamt f. Umweltschutz **97**: 61–112 (ersch. 1991).

FALKNER G. (1995): Beiträge zur Nomenklatur der europäischen Binnenmollusken, VIII. Nomenklaturnotizen zu europäischen Hygromiidae (Gastropoda: Stylommatophora). 5. *Cochlea rufescens* DA COSTA 1778 kein verfügbarer Name. – Heldia **2** (3/4): 99–100.

FALKNER G., BANK R.A. & V. T. PROSCHWITZ (2001): CLECOM-Project. Check-list of the non-marine Molluscan Species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I). — Heldia **4** (1/2): 1–76.

FALNIOWSKI A. (1987): Hydrobioidea of Poland (Prosobranchia: Gastropoda). — Fol. Malacol. **1** (1096): 1–122.

FECHTER R. & G. FALKNER (1989): Weichtiere. — Die farbigen Naturführer (Hrsg. G. STEINBACH), Mosaik-Verl., München: 1–287.

FIRBAS S. (1949/1952): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. — I + II, G. Fischer Verl., Jena: 1–480 + 1–256.

FRANK CH. (1985): Drei neue Fundorte von *Potamopyrgus jenkinsi* in Österreich (Prosobranchia: Hydrobiidae). — Heldia **1** (2): 67–70.

FRANK CH. (1990): Pleistozäne und holozäne Molluskenfaunen aus Stillfried an der March: Ein Beitrag zur Ausgrabungsgeschichte von Stillfried und des Buhuberges nördlich von Stillfried. — Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmus. **7**: 7–272.

FRANK CH. (1992): Malakologisches aus dem Ostalpenraum. – Linzer biol. Beitr. **24**/2: 383–662.

FRANK CH. (1992/93): Mollusca (Gastropoda et Bivalvia) aus der Kamptalgrabung (Niederösterreich): Ein Beitrag zur Kenntnis der Faunenentwicklung in besiedelten Gebieten mit besonderer Berücksichtigung der mittelneolithischen Kreisgrabenanlagen. — Unpubl. Studie Inst. f. Ur- u. Frühgesch. Univ. Wien, 195 pp, 1 Karte, 45 Abb., 140 Zeichnungen.

FRANK CH. (1995): Mollusca (Gastropoda) aus der Gamssulzenhöhle im Toten Gebirge. Vergleichende Untersuchung rezenter und ehemaliger Faunenverhältnisse. — Mitt. Komm. Quartärforsch. **9**: 53–59.

FRANK CH. (1997a): Studien an *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805 (Stylommatophora, Clausiliidae). — Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmus. **10**: 163–189.

FRANK CH. (1997b): Über Gastropoden-Gemeinschaften mittelsteirischer Höhlenportale. — Wiss. Mitt. Niederösterr. Landesmus. **10**: 191–213.

FRANK CH. (2000): Über urnenfelderzeitliche Schmuckschnecken aus Nußdorf ob der Traisen (Niederösterreich). — Anz. phil.-hist. Kl. **135**: 5–19.

FRANK CH. (2004): Mollusca (Gastropoda et Bivalvia) aus den Kamptalgrabungen, Niederösterreich. — Mitt. Prähist. Komm. **56**: 1–157.

FRANK CH. (2006): Plio-pleistozäne und holozäne Mollusken Österreichs. — Mitt. Prähist. Komm. **62**: Teil 1: 1–395, Teil 2: 397–860.

FRANK CH. & P.L. REISCHÜTZ (1994): Rote Liste gefährdeter Weichtiere Österreichs (Mollusca: Gastropoda und Bivalvia). — In: Rote Listen gefährdeter Tiere Österreichs, Grüne Reihe des Bundesministeriums für Umwelt, Jugend und Familie **2**: 283–316.

FUHRMANN R. (1973): Die spätweichselglaziale und holozäne Molluskenfauna Mittel- und Westsachsens. — Freib. Forsch. **C-278**: 1–121.

FŰKÖH L. (1980): Észak-magyarországi barlangok holocén üledékeinek kvarter-malakológiai vizsgálata. — Soosiana **8**: 85–88.

FŰKÖH L. (1982/83): A Horváti-lik (Uppony) őslénytani ásatásának malakológiai eredményei. — Fol. Hist.-nat. Mus. Matr. **8**: 35–46.

FŰKÖH L. (1984): Adatok a mónosbéli (Bükk) édesvízi mészkő és mésziszap üledékek Mollusca-faunájához. — Soosiana **12**: 3–6.

FŰKÖH L. (1986): Comparing the holocene and the recent mollusk faunas of Hungary. — Soosiana **14**: 61–69.

FŰKÖH L. (1987a): Rejtek I-Kőfülke és a Petényi-barlang (Bükk-hegység) Mollusca faunájának malakosztratigráfiai vizsgálata. — Fol. Hist.-nat. Mus. Matr. **12**: 9–13.

FŰKÖH L. (1987b): Evolution of the Mollusca Fauna of the Hungarian Uplands in the Holocene. — M. Pécsi-L. Kordos (eds.), Holocene environment in Hungary, Geogr. Res. Inst., Hung. Acad. Sci. Budapest **1987**: 49–56.

FŰKÖH L. (1988a): Untersuchungen der holozänen Molluskenfauna im Gebiet des Balatons (Balatonederics, Lesence: Nádas-tó). — Fol. Hist.-nat. Mus. Matr. **13**: 15–24.

FŰKÖH L. (1988b): Újabb adatok a Rejtek-környéke (Bükk-hegység) holocén mollusca-faunájához. — Malak. Tajékoztató **8**: 11–14.

FŰKÖH L. (1991): Examinations on faunal-history of the Hungarian holocene Molluscfauna (Characterization of the succession phase). — Fol. Hist.-nat. Mus. Matr. **16**: 13–28.

FŰKÖH L. (1992): The Holocene mollusc fauna of the Bükk-Mountains. — Abstr. Bot. **16** (2): 101–108.

FŰKÖH L. (1993): Main features of the development of the Hungarian Holocene Mollusc fauna. — Malak. Tájékoztató **12**: 15–19.

FŰKÖH L. (1994): A magyarországi középhegységi holocén Mollusca-fauna zoogeográphiai vizsgálata. — Malak. Tájékoztató **13**: 9–43.

FŰKÖH L. (1995): Holocene malacostratigraphy in Hungary. — In: FŰKŐH L., KROLOPP E. & P. SÜMEGI (Ed.): Quaternary Malacostratigraphy in Hungary; Malac. Newsletter, Suppl. **1**: 113–192.

FŰKÖH L. (1997): Biostratigraphic and geomorphic investigations in areas of Hungary subsided during the Holocene. — Z. Geomorph. N. F. **110**: 45–56.

FŰKÖH L. & E. KROLOPP (1982/83): A Muflon-barlang negyedkori üledékeinek malakológiai vizsgálata. — Soosiana **10/11**: 31–37.

FŰKÖH L. & E. KROLOPP (1985): A Kőlyuk-II-barlang (Hillebrand Jenő-barlang csigafaunája). — Fol. Hist.-nat. Mus. Matr. **10**: 17–24.

FŰKÖH L. & E. KROLOPP (1986): Adatok a bükk-hegységi Csunya-völgyi és környékének holocén Mollusca-faunájához. — Fol. Hist.-nat. Mus. Matr. **11**: 1–6.

FŰKÖH L. & E. KROLOPP (1992): A Kálmán-réti-zsomboly holocén üledékeinek malakológiai vizsgálata. — Malak. Tájékoztató **11**: 37–44.

HAFSTEN U. (1969): A Proposal for a Synchronous Sub-Division of the Late Pleistocene Period Having Global and Universal Applicability. — Nytt Magasin for Botanikk **16**: 1–13.

GERBER J. (1996): Revision der Gattung *Vallonia* RISSO 1826 (Mollusca: Gastropoda: Valloniidae). — Schr. Malakozool. **8**: 1–227.

GITTENBERGER E. (1978): Beiträge zur Kenntnis der Pupillacea. VIII. Einiges über Orculidae. — Zool. Verh. Rijksmus. Natuur. Hist. Leiden **163**: 1–44, 4 Taf.

GLÖER P. (2002): Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas, 2. Aufl. — Die Tierwelt Deutschlands **73**, Conch Books, Hackenheim: 1–327.

GLÖER P. & C. MEIER-BROOK (1994): Süßwassermollusken, 11. Aufl.. — Deutscher Jugendbund f. Naturbeobachtung, Hamburg: 1–163.

HORÁČEK I. & V. LOŽEK (1988): Palaeozoology and the Mid-European Quaternary past: scope of the approach and selected results. — Rozpravy Československ. Akad. věd, Řada mat. a přírod. věd **98** (4): 1–102, 7 Photos.

HUNT C.O. (1993): Mollusc Taphonomy in Caves: A Conceputal Model. — Cave Science, **20** (2): 45–49.

JÄGER K.-D. (1969): Climatic Character and Oscillations of the Subboreal Period in the Dry Regions of the Central European Highlands. — Proc. VII. Congr. INQUA **16**: 38–42.

JÄGER K.-D. & V. LOŽEK (1968): Beobachtungen zur Geschichte der Karbonatdynamik in der Holozänen Warmzeit. — Československ. Kras **19**: 7–22.

KAISER K.F. (1993): Beiträge zur Klimageschichte vom späten Hochglazial bis ins frühe Holozän, rekonstruiert mit Jahrringen und Molluskenschalen aus verschiedenen Vereisungsgebieten. — Ziegler Druck- u. Verlags-AG, Winterthur: 1–203.

KAISER K.F. (1994): Mit Jahrringen und Schneckenschalen dem Eiszeitklima auf der Spur. — Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich **139/3**: 113–122.

KAISER K.F. & U. EICHER (1987): Fossil pollen, molluscs, and stable isotopes in the Dättnau valley, Switzerland. — Boreas **16**: 293–303.

KERNEY M.P., CAMERON R.A.D. & J.H. JUNGBLUTH (1983): Die Landschnecken Nord- und Mitteleuropas. — Parey, Hamburg u. Berlin: 1–384.

KLEMM W. (1954): 12. Klassen Gastropoda und Bivalvia. — In: FRANZ H.: Die Nordostalpen im Spiegel ihrer Landtierwelt, I. Innsbruck: 210–280.

KLEMM W. (1960): Catalogus Faunae Austriae. Teil VIIa. Mollusca. — Springer, Wien: 1–59.

KLEMM W. (1974): Die Verbreitung der rezenten Land-Gehäuse-Schnecken in Österreich. — Denkschr. Österr. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl. **117**: 1–503.

KOENIGSWALD W. V. & W. RÄHLE (1975): Jungpleistozäne und altholozäne Faunen (Gastropoda und Mammalia) vom Euerwanger Bühl bei Greding (Fränkischer Jura). — Eiszeitalter und Gegenwart **26**: 155–180.

KORDOS L. (1981): Magyarországi holocén képződmények gerinces faunafejlődése, biosztratigráfiája és paleoökológiája. — Kand. ért. MÁFI (M. Áll. Földtani Int.): 44–45.

KREISSL E. (1980): Neue Nachweise von *Argna biplicata excessiva* (GREDLER 1856) aus Österreich (Moll. Gastropoda). — Mitt. Abt. Zool. Landesmus. Joanneum **9**: 59–64.

KRETZOI M. (1965): Die Nager und Lagomorphen von Voigtstedt in Thüringen und ihre chronologische Aussage. — Paläont. Abh. A **2**/1: 585–661.

KRETZOI M. (1969a): Sketch of the late Cenozoic (Pliocene and Quaternary) terrestrial stratigraphy of Hungary. — Földt. Közlem. **3**: 179–204.

KRETZOI M. (1969b): Skizze einer Arvicoliden-Phylogenie. Stand 1969. — Vert. Hungar. **11**: 155–193.

KROLOPP E. (1973): Quaternary Malacology in Hungary. Negyedkori malakológia Magyarországon. — Földt. Közl. **2**: 161–171.

KROLOPP E. (1983): A magyarországi pleistocén képződmények malakológiai tagolása. — Kand. ért. MÁFI (M. Áll. Földtani Int.): 1–160.

LANG G. (1994): Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. — G. Fischer, Jena, Stuttgart, New York: 1–462, 177 Abb., 54 Tab.

LIMONDIN N. (1992): Biogéographie holocène de Vertiginidae (Mollusca: Gastropoda) européens: relations avec la dernière déglaciation. — C. R. Acad. Sci. Paris **315**, Sér. II: 1281–1287.

LIMONDIN N. (1995): Late Glacial and Holocene Malacofaunas from Archaeological Sites in the Somme Valley (North France). — J. Archaeol. Sci. **22**: 683–698.

LOŽEK V. (1955): Měkkýši československého kvatéru. — Rozpravy ústředního ústavu geologického **17**: 1–510, 12 Taf., 3 Beil.

LOŽEK V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. — Rozpravy ústředního ústavu geologického **31**: 1–374, 32 Taf.

LOŽEK V. (1965): Entwicklung der Molluskenfauna der Slowakei in der Nacheiszeit. — Inf. Hochsch. Nitra **1**(1–4): 9–24.

LOŽEK V. (1980): Quaternary molluscs and stratigraphy of the Mazarná cave. — Československý Kras **30**: 67–80, 2 Taf., 1 Beil.

LOŽEK V. (1982): Faunengeschichtliche Grundlinien zur spät- und nacheiszeitlichen Entwicklung der Molluskenbestände in Mitteleuropa. — Rozpravy Českoslov. Akad. věd, Řada mat. a přírod. věd **92** (4): 1–106, 8 Taf.

LOŽEK V. (1988): Nacheiszeitliche Molluskenfaunenfolge in der Aue des Tales Tiché údolí bei Prag (ČSSR). — Malak. Abh. Staatl. Mus. Tierkde. Dresden **13**: 109–117.

LOŽEK V. (1993): Diversity changes in mid-european molluscan fauna during the postglacial. — Ekológia **12** (3): 247–258.

LOŽEK V. (1999): Kaltzeitliche Umweltbedingungen in Mitteleuropa nach Aussage der Quartärmollusken. — Terrestr. Quartärgeol. **1999**: 253–259.

LOŽEK, V. & V. ŠIBRAVA (1982): The late glacial of the Lake Valley in Bohemia. — Anthropozoikum **14**: 9–27 (= Sborn. geol. věd, Řada A-Antropozoikum).

LOŽEK V. & THOSTE V. (1972): Eine spätglaziale Molluskenfauna aus dem Bereich der Niederterrasse südlich von Köln. — Decheniana **125** (1/2): 55–61.

MAHLER F. (1952): *Trichia montana* (STUDER) im Lande Salzburg. — Arch. Moll. **81**: 33–38 (+ Berichtigung in Arch. Moll. **81**: 179).

MANGERUD J., ANDERSEN S., BERGLUND B. & J. DONNER (1974): Quaternary Stratigraphy of Norden, a proposal for terminology and classification. — Boreas **3** (3): 109–128.

MANIA D. (1972): Zur spät- und nacheiszeitlichen Landschaftsgeschichte des mittleren Elb-Saalegebietes. — Hall. Jb. f. Mitteldtsche. Erd. **11**: 7–36.

MANIA D. (1973): Paläoökologie, Faunenentwicklung und Stratigraphie des Eiszeitalters im mittleren Elbe-Saalegebiet auf Grund von Molluskengesellschaften. — Geologie **21**, Beih. 78/79: 1–175, 3 Beil.

MAYER H. (1974): Wälder des Ostalpenraumes. — G. Fischer, Stuttgart: 1–344.

MELL C. (1937): Die Molluskenfauna des Kapuzinerberges in Salzburg nebst weiteren Fundortsangaben Salzburger Weichtiere. — Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien **86/87**: 177–270.

NORDSIECK H. (1993): Beiträge zur Nomenklatur der europäischen Binnenmollusken, I–VI. I. Kritische Anmerkungen und Berichtigungen zur Nomenklatur von Arttaxa der Clausiliidae. — Heldia **2** (1/2): 33–42.

NORDSIECK H. (2002): The subspecies classification of *Clausilia dubia* DRAPARNAUD (Gastropoda: Stylommatophora: Clausiliidae), a critical revision. — Mitt. dtsch. malakozool. Ges. **68**: 37–44.

PETRBOK J. (1956): Měkkýši českého holocenu. — Acta Mus. Nat. Pragae **XII**B (1): 1–43, 1 Taf.

PREECE R.C. & S.P. DAY (1994): Comparison of Post-glacial molluscan and vegetational successions from a radiocarbon-dated tufa sequence in Oxfordshire. — J. Biogeogr. **21**: 463–478.

RÄHLE W. (1980): 23. Schmuckschnecken aus mesolithischen Kulturschichten Süddeutschlands und ihre Herkunft (Probstfels, Falkensteinhöhle, Burghöhle Dietfurt, Zigeunerfels, Große Ofnet). — TAUTE W. (Hrsg.): Das Mesolithikum in Süddeutschland **2**; Tübinger Monographien zur Urgeschichte **5**/2: 163–168.

RÄHLE W. (1981): Schmuckschnecken aus jungpaläolithischen Fundschichten vom Hohlen Fels bei Schelklingen (Alb-Donau-Kreis). — Archäol. Korrespondenzbl. **11** (3): 179–180, Taf. 42.

RÄHLE W. (1983a): Schmuck aus Molluskenschalen von der Magdalénien-Station Petersfels bei Engen (Hegau). — In.: ALBRECHT G., BERKE H. & F. POPLIN (Hrsg.): Verl. Archaeologica Venatoria, Univ. Tübingen: 154–160.

RÄHLE W. (1983b): Die Mollusken der Grabung Helga-Abri bei Schelklingen mit einer Anmerkung zum Fund einiger mesolithischer Schmuckschnecken. — Archäol. Korrespondenzbl. **13**: 29–36.

RÄHLE W. (1987a): Die Molluskenfaunen der Grabung Felsställe bei Mühlen, Stadt Ehingen, Alb-Donau-Kreis. — Forsch. Ber. Vor- u. Frühgesch. Baden-Württemberg **23**: 269–274.

RÄHLE W. (1987b): Schmuck aus Molluskenschalen von dem Abri Felsställe bei Mühlen, Stadt Ehingen, Alb-Donau-Kreis. — Forsch. Ber. Vor- u. Frühgesch. Baden-Württemberg **23**: 383–385.

RÄHLE W. (1994): Neue Funde jungpaläolithischen Schalenschmuckes vom Hohlen Fels bei Schelklingen, Alb-Donau-Kreis, und vom Petersfels bei Engen, Kreis Konstanz. — Fundber. Baden-Württemberg **19**: 95–98.

REISCHÜTZ P.L. (1986): Die Verbreitung der Nacktschnecken Österreichs (Arionidae, Milacidae, Limacidae, Agriolimacidae, Boettgerillidae). — Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturw. Kl. Abt. I **195**: 67–190.

REISCHÜTZ P.L. (1988): Contributions to the mollusc fauna of Lower Austria, VII. The distribution of the Hydrobioidea of Lower Austria, Vienna and Burgenland. — De Kreukel, Jubileumnummer, 67–87.

REISCHÜTZ P.L. (1993): Weichtiere (Schnecken und Muscheln) Vorarlbergs. — Nachr.bl. Erste Vorarlberger Malakol. Ges. **1**: 4–10.

REISCHÜTZ P.L. (1998): Vorschlag für deutsche Namen der in Österreich nachgewiesenen Schnecken- und Muschelarten. — Nachr.bl. Erste Vorarlberger Malakol. Ges. **6**: 31–44.

RETTENBACHER CH. (1999): Die Zigeunerhöhle von Elsbethen. Eine paläomesolithische Abri-Station im Salzachtal. — Diss. Univ. Wien, Inst. Ur- und Frühgeschichte: 1–75, 23 Abb.

RETTENBACHER CH. & TICHY G. (1994): Ein frühmesolithisches Kindergrab aus der Zigeunerhöhle in Elsbethen bei Salzburg. — Mitt. Ges. Salzburger Landeskunde **134**: 625–642.

SIMMETSBERGER B. (1993): Die fossilen Molluskenreste aus jungpaläolithischen und neolithischen Fundstellen in Niederösterreich und Burgenland. — Dipl.-Arb. Formal- und Naturwissenschaftliche Fakultät Univ. Wien: 1–155, 50 Taf.

STARKEL L. (1977): Paleogeographia holocenu. — Warschau: 1–362, 4 Beil.

STORCH G. (1987): Das spätglaziale und frühholozäne Kleinsäuger-Profil vom Felsdach Felsställe in Mühlen bei Ehingen, Alb-Donau-Kreis. — Forsch. Ber. Vor- u. Frühgesch. Baden-Württemberg **23**: 275–285.

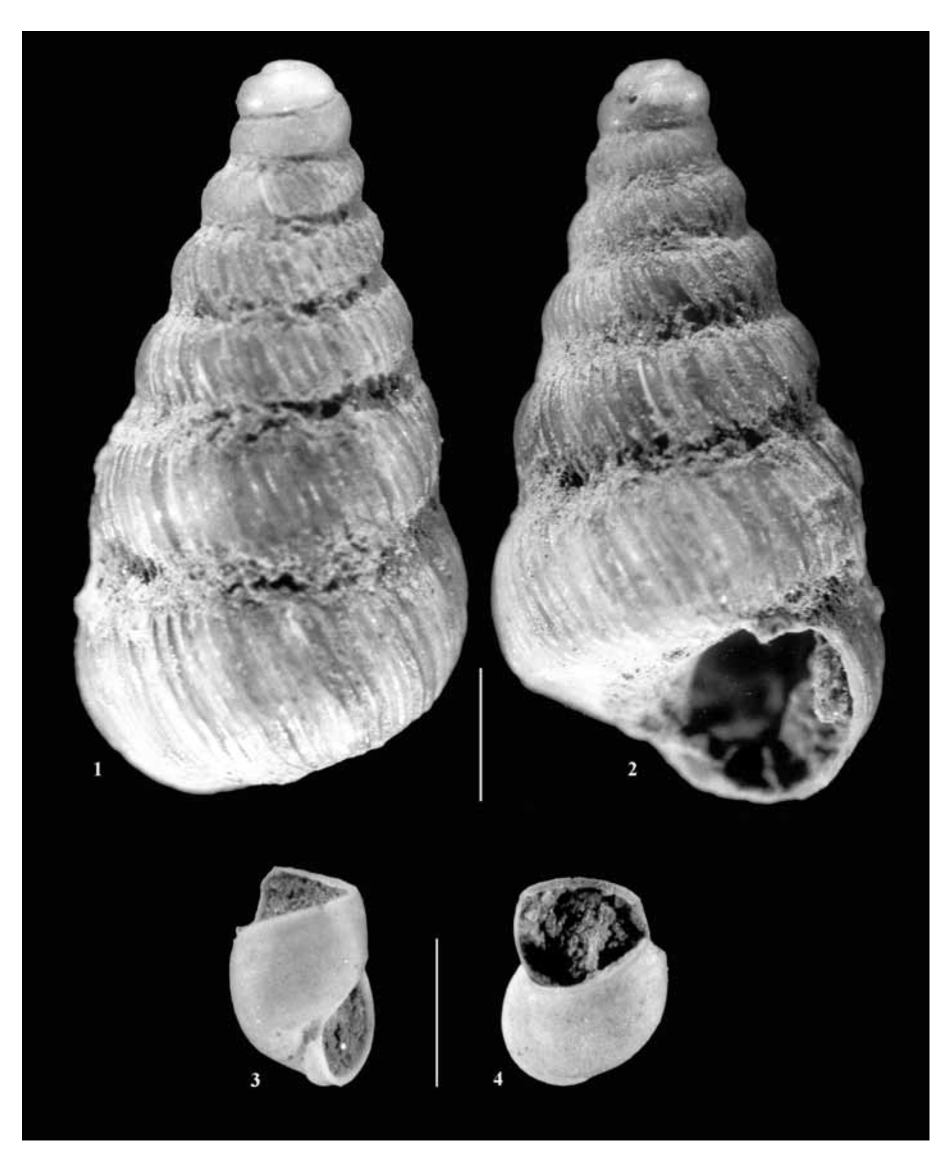
WALDÉN H.W. (1966): Einige Bemerkungen zum Ergänzungsband zu EHRMANN's „Mollusca" in „Die Tierwelt Mitteleuropas". — Arch. Moll. **95** (1/2): 49–68.

WALDÉN H. (1986): On the postglacial development of the land mollusc fauna in Scandinavia. — Proc. 8th Int. Malac. Congr., Budapest (1983): 281–285.

WALLNÖFER S., MUCINA L. & V. GRASS (1993): Querco-Fagetea. — In: MUCINA L., GRABHERR G. & WALLNÖFER S. (Hrsg.), Die Pflanzengesellschaften Österreichs, Teil III. Wälder und Gebüsche. — G. Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York, 85–236.

ZIMMERMANN ST. (1932): Über die Verbreitung und die Formen des Genus *Orcula* HELD in den Ostalpen. — Arch. Naturgesch. N.F. **1**: 1–56, 2 Taf.

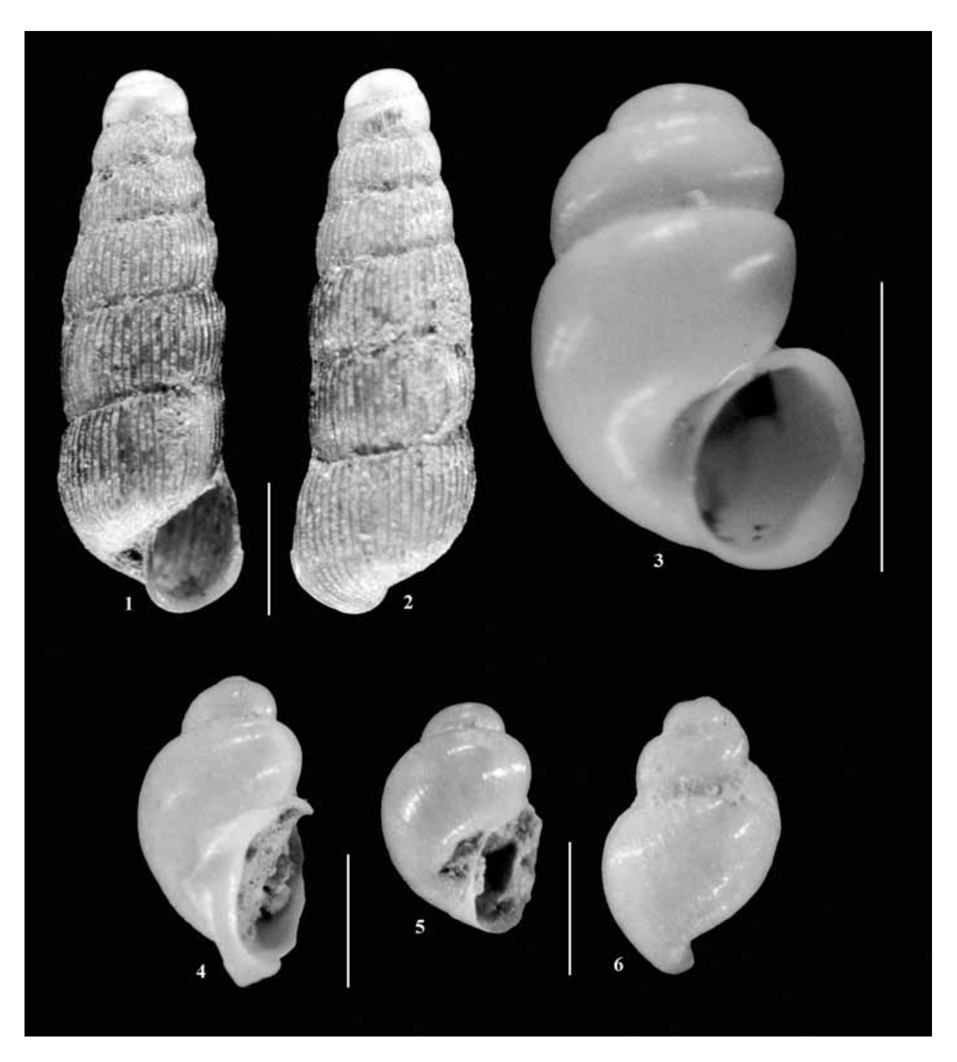
Anschrift der Verfasserin: Univ.-Prof. Dr. Christa FRANK
Department für Anthropologie
Althanstr. 14
A-1090 Wien, Austria



Tafel I

1, **2**: *Cochlostoma septemspirale* (RAZOUMOWSKY 1789), inadult; 6hEs (Maßstab: 1 mm)

3, **4**: *Platyla polita* (W. HARTMANN 1840), Mündungsfragment; 20lG1 (Maßstab: 1 mm)

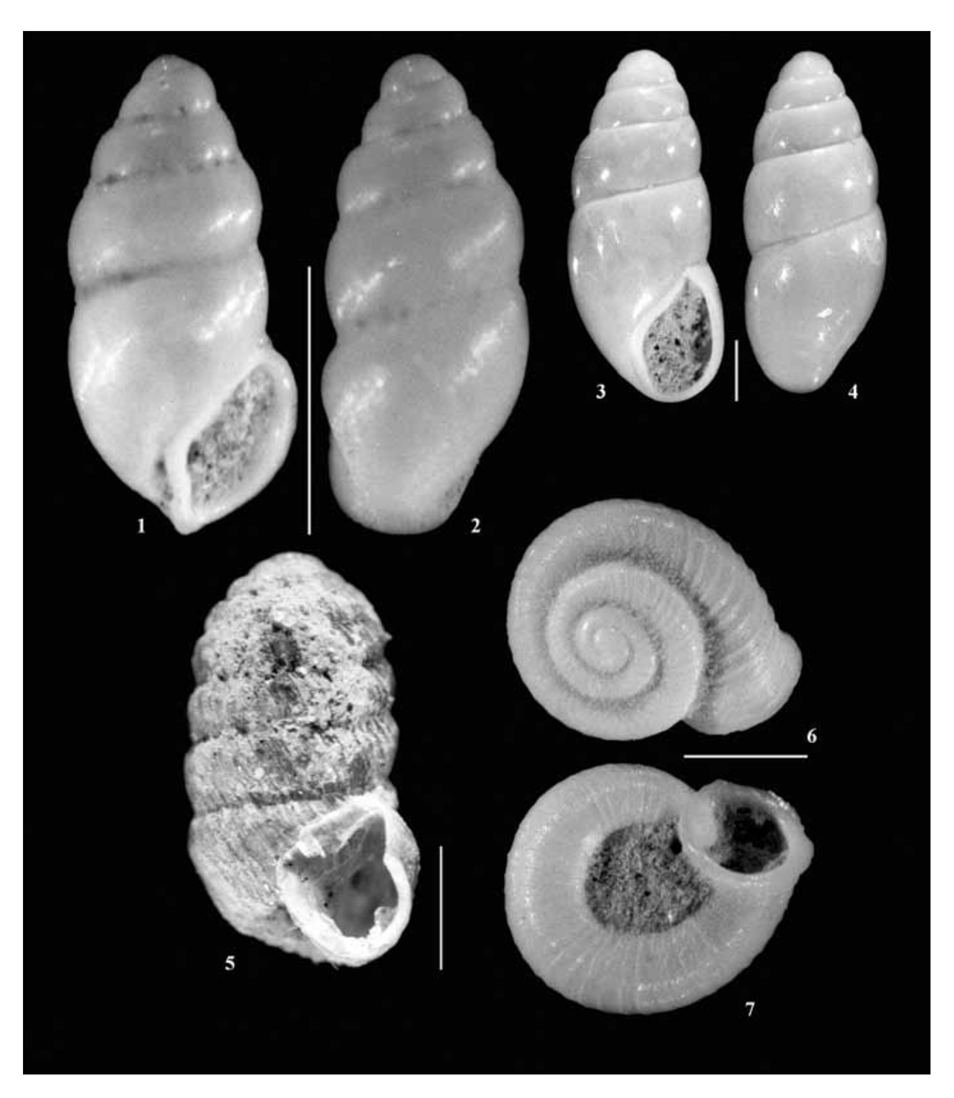


Tafel II

1, **2**: *Renea veneta* (PRIONA 1865); 6hE2 (Maßstab: 1 mm)

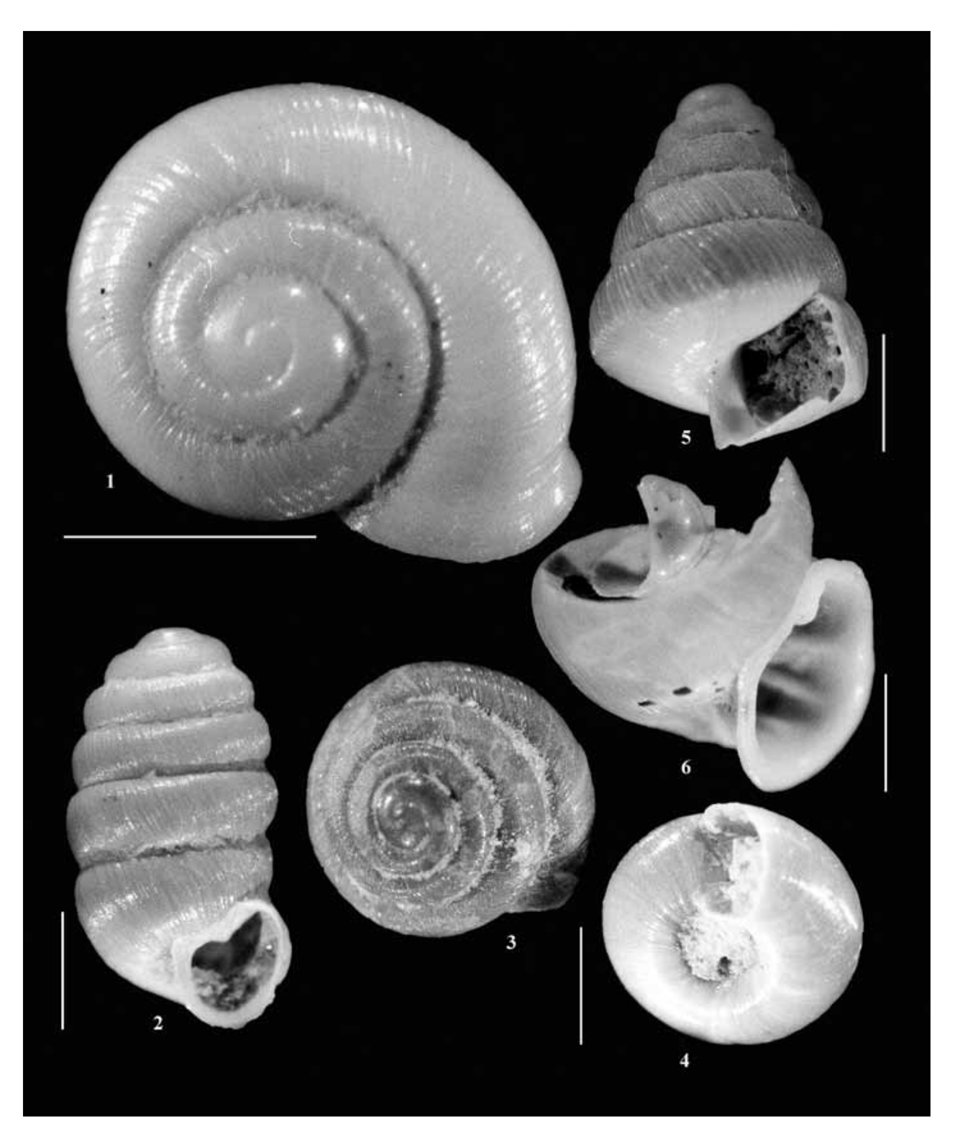
3: *Bythinella austriaca* (V. FRAUENFELD 1857); 6hH5 (Maßstab: 1 mm)

4–6: *Galba truncatula* (O.F. MÜLLER 1774); 9hK2 (Maßstab: 1 mm)



Tafel III

1, **2**: *Carychium tridentatum* (RISSO 1826); 20kF4(6) (Maßstab: 1 mm)
3, **4**: *Cochlicopa lubrica* (O.F. MÜLLER 1774); 9iR2 (Maßstab: 1 mm)
5: *Pagodulina pagodula* (DES MOULINS 1830); 6hH5 (Maßstab: 1 mm)
6, **7**: *Vallonia costata* (O.F. Müller 1774); 9iR2 (Maßstab: 1 mm)



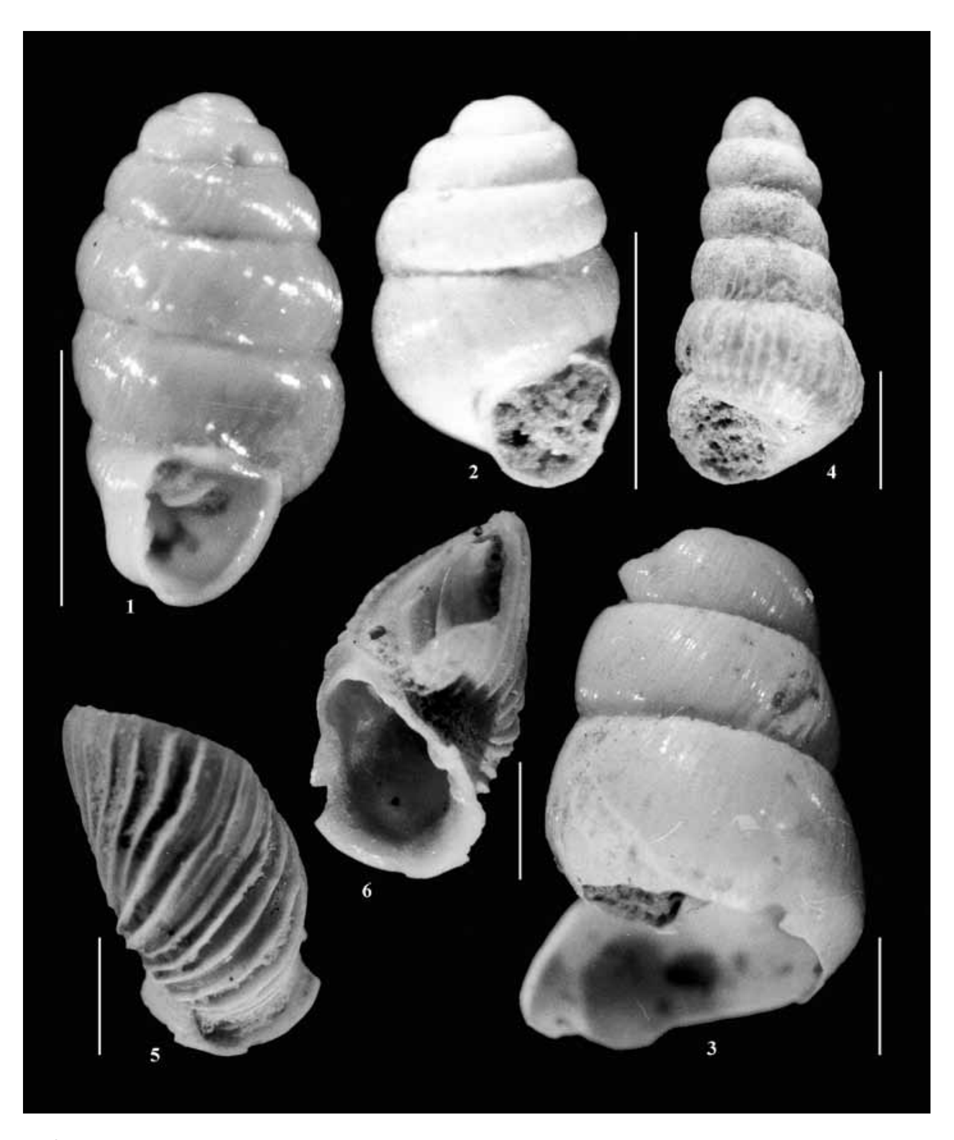
Tafel IV

1: *Vallonia pulchella* (O.F. MÜLLER 1774); 8hN1N2O1 (Maßstab: 1 mm)

2: *Pupilla sterrii* (VOITH 1840); 9hL1 (Maßstab: 1 mm)

3, **4**: *Pyramidula pusilla* (VALLOT 1801); 9iR2 (Maßstab: 1 mm)

5, **6**: *Abida secale* (DRAPARNAUD 1801), Apex und Mündungsfragment; im Bereich der Schalenbasis vier wie „gefräst“ wirkende kleine Perforationen; 9hL1 (Maßstab: 1 mm)



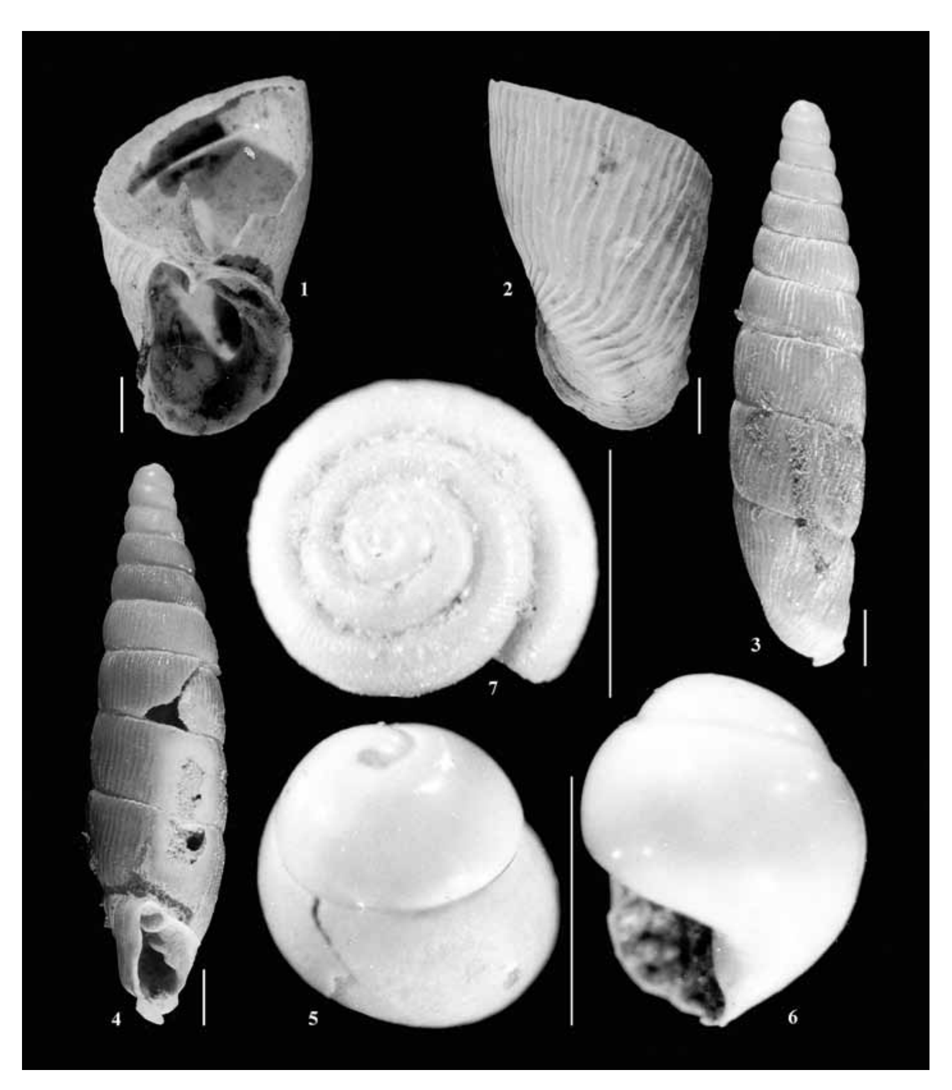
Tafel V

1: *Vertigo pusilla* O.F. MÜLLER 1774; 8hM1 (Maßstab: 1 mm)

2: *Vertigo substriata* (JEFFREYS 1833); 19l/19kG3(6) (Maßstab: 1 mm)

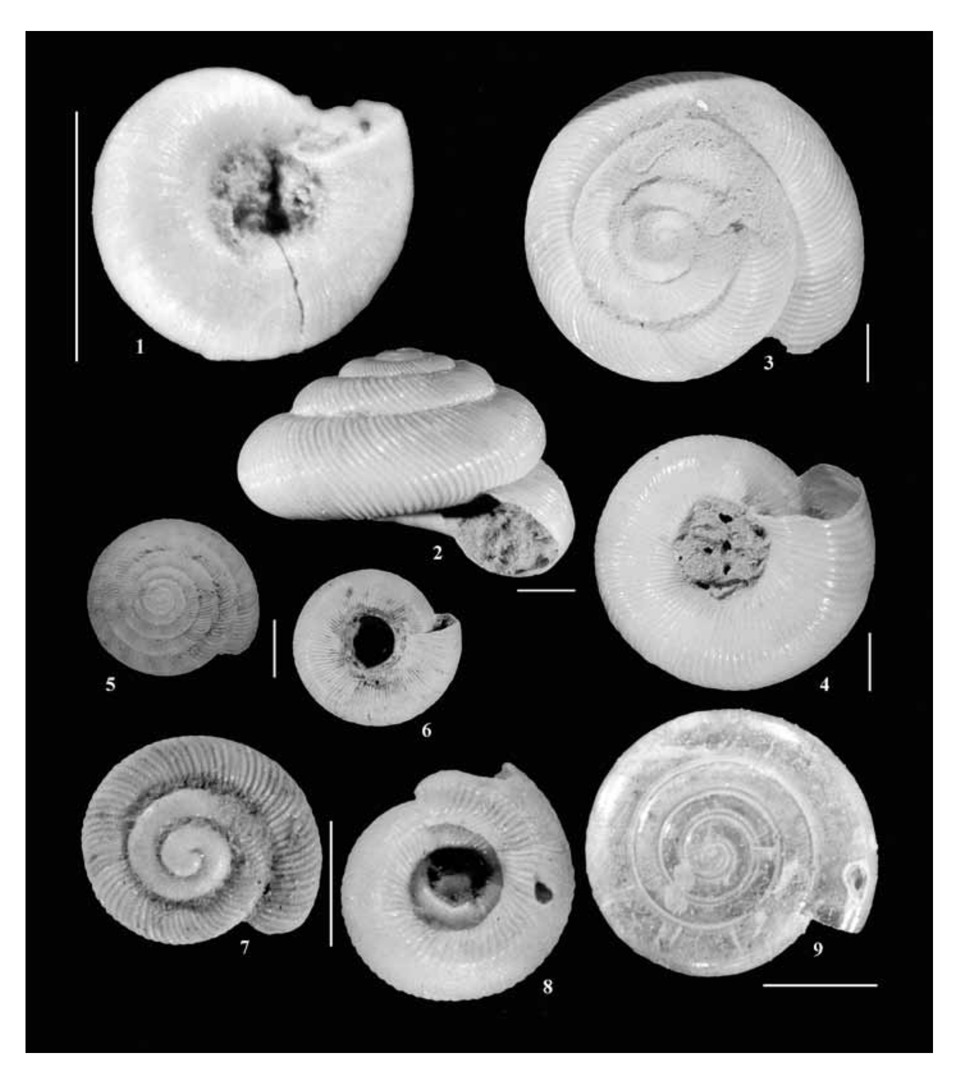
3: *Cochlodina laminata* (MONTAGU 1803), Apikalfragment; 20lG1 (Maßstab: 1 mm)

4–6: *Ruthenica filograna* (ROSSMÄSSLER 1836); 6hH1 (4: Apex) und 6hG2 (5, 6: Mündung, 5 = Dorsalansicht) (Maßstab: 1 mm)



Tafel VI

1, **2**: *Macrogastra ventricosa* (DRAPARNAUD 1801), Mündung; 19/20lG3(1) (Maßstab: 1 mm)
3, **4**: *Clausilia dubia* DRAPARNAUD 1805; 8hL2 (Maßstab: 1 mm)
5, **6**: Clausiliidae, Embryonalgewinde; 19/20lG3(1) (Maßstab: 1 mm)
7: *Punctum pygmaeum* (DRAPARNAUD 1801); 20kF4(6) (Maßstab: 1 mm)



Tafel VII

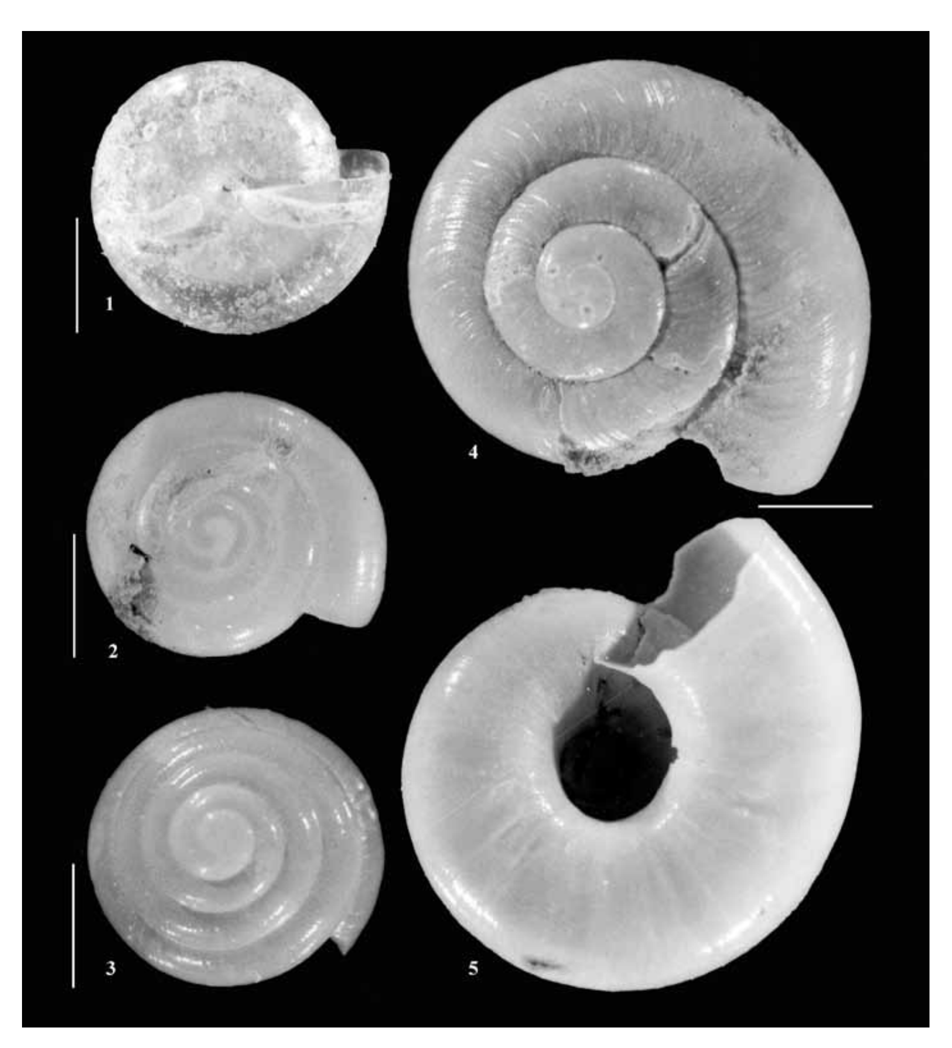
1: *Punctum pygmaeum* (DRAPARNAUD 1801); 20kF4(6) (Maßstab: 1 mm)

2–4: *Discus ruderatus* (W. HARTMANN 1821); 9iR2 (adult, leicht scalarid) und 8hN1N2O1 (inadult) (Maßstab: 1 mm)

5, **6**: *Discus rotundatus* (O.F. MÜLLER 1774); 6gF2 (Maßstab: 2 mm)

7, **8**: *Discus perspectivus* (MEGERLE V. MÜHLFELD 1816), inadult; 20lG1 (Maßstab: 1 mm)

9: *Vitrea diaphana* (S. STUDER 1820); 6hE2 (Maßstab: 1 mm)



Tafel VIII

1: *Vitrea diaphana* (S. STUDER 1820); 6hE2 (Maßstab: 1 mm)
2: *Vitrea crystallina* (O.F. MÜLLER 1774); 20kF4(6) (Maßstab: 1 mm)
3. *Euconulus praticola* (REINHARDT 1883); 9ihS2 (Maßstab: 1 mm)
4, **5**: *Aegopinella pura* (ALDER 1830); 6gF2 (Maßstab: 1 mm)



Tafel IX

1, **2**: *Nesovitrea hammonis* (STRÖM 1765); 9iR2 (Maßstab: 1 mm)

3–5: Milacidae, Schälchen, Ansicht von dorsal; 6hE2 und 9ihS1 (Maßstab: 1 mm)



Tafel X

1, **2**: *Limax* sp., Schälchen, Ansicht von dorsal und ventral; 9iQ1 (Maßstab: 1 mm)

3: Limacoidea, Schälchen, Ansicht von dorsal; 8hM1 (Maßstab: 1 mm)

4, **5**: *Deroceras* sp., Schälchen, Ansicht von ventral; 9iR2 (Maßstab: 1 mm)



Tafel XI

1: *Fruticicola fruticum* (O.F. MÜLLER 1774), fragmentierte Schale; 8hL2 (Maßstab: 2 mm)

2, **3**: *Petasina unidentata* (DRAPARNAUD 1805), fragmentierte Schale; 8hL2 (Maßstab: 1 mm)

4–6: *Arianta arbustorum* (LINNAEUS 1758), Schalenfragmente; 8hN1N2O1 (Maßstab: 2 mm)

7, **8**: *Isognomostoma isognomostomos* (SCHRÖTER 1784); 20lG1 (Maßstab: 2 mm)

Anhang 2

Tab. 13: Sammeltabelle der ökologischen Gruppen.

	9iQ1		9iR2		9ihS1		9ihS2		8iS2		9iT1T2		9i (1)U1	
	A (%)	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**
W	2 (10,5)	9 (10,3)	3 (15,8)	11 (9,1)	2 (9,5)	72 (9,3)	3 (14,3)	83 (19,2)	1 (5,6)	51 (8,8)	2 (11,8)	25 (20,3)	1 (4,8)	73 (8,9)
Wf	1 (5,3)	5 (5,7)	1 (5,3)	2 (1,6)	1 (4,8)	2 (0,2)	-	-	-	-	-	-	1 (4,8)	1 (0,1)
Wf(Ws)	1 (5,3)	1 (1,1)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Wf(Of)	1 (5,3)	1 (1,1)	1 (5,3)	1 (0,8)	1 (4,8)	41 (5,3)	1 (4,8)	11 (2,5)	1 (5,6)	47 (8,1)	2 (11,8)	9 (7,3)	1 (4,8)	39 (4,8)
W(Ws)	-	-	-	-	-	-	1 (4,8)	1 (0,2)	1 (5,6)	1 (0,2)	1 (5,9)	1 (0,8)	1 (4,8)	3 (0,4)
Ws(Of)	-	-	-	-	1 (4,8)	2 (0,2)	-	-	-	-	-	-	-	-
W(M)	2 (10,5)	8 (9,2)	3 (15,8)	27 (22,3)	2 (9,5)	122 (15,8)	3 (14,3)	49 (11,3)	2 (11,1)	80 (13,8)	2 (11,8)	15 (12,2)	3 (14,3)	81 (9,9)
W(H)	1 (5,3)	7 (8,0)	1 (5,3)	12 (9,9)	-	-	1 (4,8)	7 (1,7)	-	-	2 (11,8)	12 (9,7)	2 (9,5)	7 (0,8)
Sf	1 (5,3)	2 (2,3)	1 (5,3)	6 (4,9)	1 (4,8)	7 (0,9)	1 (4,8)	6 (1,4)	1 (5,6)	2 (0,3)	1 (5,9)	3 (2,4)	1 (4,8)	6 (0,7)
S(Sf)	-	-	-	-	1 (4,8)	1 (0,1)	-	-	-	-	-	-	-	-
XS	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (5,6)	4 (0,7)	-	-	-	-
O	-	-	-	-	1 (4,8)	2 (0,2)	-	-	-	-	-	-	1 (4,8)	5 (0,6)
O(Of)	-	-	1 (5,3)	1 (0,8)	-	-	1 (4,8)	6 (1,4)	-	-	-	-	1 (4,8)	9 (1,1)
O(Ws)	1 (5,3)	24 (27,6)	1 (5,3)	23 (19,0)	1 (4,8)	214 (27,7)	1 (4,8)	119 (27,5)	1 (5,6)	140 (24,1)	1 (5,9)	24 (19,5)	1 (4,8)	226 (27,7)
O,S(Sf)	1 (5,3)	1 (1,1)	1 (5,3)	2 (1,6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
O(X)	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (5,6)	1 (0,2)	-	-	1 (4,8)	2 (0,2)
O (XS)	-	-	-	-	1 (4,8)	6 (0,8)	1 (4,8)	3 (0,7)	-	-	-	-	-	-
O(H)	-	-	1 (5,3)	4 (3,3)	1 (4,8)	10 (1,3)	1 (4,8)	4 (0,9)	1 (5,6)	5 (0,9)	1 (5,9)	7 (5,7)	1 (4,8)	22 (2,7)
M	1 (5,3)	4 (4,6)	1 (5,3)	1 (0,8)	2 (9,5)	61 (7,9)	2 (9,5)	52 (12,0)	2 (11,1)	69 (11,9)	1 (5,9)	1 (0,8)	2 (9,5)	53 (6,5)
M(W)	1 (5,3)	2 (2,3)	1 (5,3)	2 (1,6)	1 (4,8)	44 (5,7)	1 (4,8)	16 (3,7)	1 (5,6)	22 (3,8)	1 (5,9)	3 (2,4)	1 (4,8)	40 (4,9)
M(P)	1 (5,3)	2 (2,3)	1 (5,3)	2 (1,6)	1 (4,8)	2 (0,2)	2 (9,5)	6 (1,4)	2 (11,1)	2 (0,3)	-	-	1 (4,8)	2 (0,2)
H	1 (5,3)	5 (5,7)	-	-	1 (4,8)	8 (1,0)	-	-	-	-	-	-	-	-
H(Of)	1 (5,3)	1 (1,1)	-	-	-	-	-	-	1 (5,6)	8 (1,4)	1 (5,9)	1 (0,8)	-	-
H(M)	1 (5,3)	10 (11,5)	1 (5,3)	23 (19,0)	1 (4,8)	106 (13,7)	1 (4,8)	58 (13,4)	1 (5,6)	107 (18,4)	1 (5,9)	17 (13,8)	1 (4,8)	193 (23,6)
H(Mf)	1 (5,3)	1 (1,1)	-	-	1 (4,8)	2 (0,2)	-	-	-	-	-	-	-	-
P	1 (5,3)	4 (4,6)	1 (5,3)	4 (3,3)	1 (4,8)	70 (9,1)	1 (4,8)	12 (2,8)	1 (5,6)	41 (7,1)	1 (5,9)	5 (4,1)	1 (4,8)	55 (6,7)

Tab. 27: Sammeltabelle der ökologischen Gruppen.

	9hK2		9hL1		9hL2		8hM1		8hM2		8hN1N2O1	
	A (%)	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**
W	7 (28,0)	66 (22,7)	6 (19,3)	44 (14,8)	4 (14,8)	171 (33,7)	6 (20,7)	92 (18,6)	4 (14,3)	98 (14,2)	4 (18,2)	39 (14,9)
Wf	2 (8,0)	36 (12,4)	3 (9,6)	10 (3,3)	3 (11,1)	14 (2,8)	2 (6,9)	77 (15,6)	3 (10,7)	15 (2,2)	1 (4,5)	33 (12,4)
W(Wf)	1 (4,0)	2 (0,7)	1 (3,2)	3 (1,0)	1 (3,7)	1 (0,2)	1 (3,4)	1 (0,2)	1 (3,6)	1 (0,1)	-	-
Wf(Of)	-	-	1 (3,2)	3 (1,0)	-	-	1 (3,4)	3 (0,6)	1 (3,6)	3 (0,4)	2 (9,1)	7 (2,6)
W(Ws)	-	-	1 (3,2)	1 (0,3)	1 (3,7)	1 (0,2)	1 (3,4)	5 (1,0)	1 (3,6)	5 (0,7)	1 (4,5)	2 (0,7)
Ws(S)	-	-	1 (3,2)	1 (0,3)	-	-	-	-	-	-	-	-
W(M)	4 (16,0)	49 (16,9)	5 (16,1)	61 (20,5)	4 (14,8)	62 (12,2)	4 (13,8)	84 (17,0)	1 (3,6)	124 (17,9)	3 (13,6)	38 (14,3)
W(H)	3 (12,0)	14 (4,8)	2 (6,4)	33 (10,8)	2 (7,4)	83 (16,4)	2 (6,9)	33 (6,7)	1 (3,6)	75 (10,8)	1 (4,5)	1 (0,4)
Sf	1 (4,0)	16 (5,5)	1 (3,2)	23 (7,7)	1 (3,7)	10 (2,0)	1 (3,4)	26 (5,3)	1 (3,6)	45 (6,5)	1 (4,5)	21 (7,9)
S(Sf)	1 (4,0)	1 (0,3)	1 (3,2)	1 (0,3)	-	-	-	-	-	-	-	-
X(Sf)	-	-	-	-	-	-	1 (3,4)	4 (0,8)	-	-	-	-
O(Of)	-	-	-	-	-	-	1 (3,4)	2 (0,4)	-	-	-	-
O(Ws)	1 (4,0)	74 (25,5)	1 (3,2)	83 (27,9)	1 (3,7)	84 (16,6)	1 (3,4)	116 (23,5)	1 (3,6)	213 (30,8)	1 (4,5)	70 (26,3)
O (XS)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (4,5)	1 (0,4)
O(H)	-	-	-	-	-	-	1 (3,4)	1 (0,2)	1 (3,6)	1 (0,1)	1 (4,5)	1 (0,4)
M	-	-	1 (3,2)	1 (0,3)	2 (7,4)	5 (1,0)	2 (6,9)	3 (0,6)	3 (10,7)	27 (3,9)	1 (4,5)	17 (6,4)
Mf	-	-	-	-	1 (3,7)	1 (0,2)	-	-	-	-	-	-
M(W)	1 (4,0)	2 (0,7)	1 (3,2)	4 (1,3)	1 (3,7)	9 (1,8)	1 (3,4)	1 (0,2)	1 (3,6)	7 (1,0)	1 (4,5)	3 (1,1)
M(P)	1 (4,0)	4 (1,4)	1 (3,2)	6 (2,0)	1 (3,7)	3 (0,6)	1 (3,4)	3 (0,6)	2 (7,1)	23 (3,3)	1 (4,5)	6 (2,2)
H	-	-	-	-	1 (3,7)	3 (0,6)	-	-	-	-	-	-
H(Of)	-	-	1 (3,2)	1 (0,3)	1 (3,7)	4 (0,8)	-	-	1 (3,6)	1 (0,1)	-	-
H(M)	1 (4,0)	20 (6,9)	1 (3,2)	18 (6,1)	1 (3,7)	30 (5,9)	1 (3,4)	12 (2,4)	1 (3,6)	32 (4,6)	1 (4,5)	17 (6,4)
H(Mf)	1 (4,0)	3 (1,0)	1 (3,2)	1 (0,3)	1 (3,7)	9 (1,8)	1 (3,4)	3 (0,6)	1 (3,6)	7 (1,0)	1 (4,5)	4 (1,5)
H,M(X)	-	-	-	-	-	-		18 (3,6)	-	-	-	-
P	-	-	1 (3,2)	3 (1,0)	1 (3,7)	15 (2,9)	1 (3,4)	10 (2,0)	1 (2,6)	14 (2,0)	1 (4,5)	5 (1,9)
PPp(L)	1 (4,0)	3 (1,0)	1 (3,2)	1 (0,3)	-	-	-	-	-	-	-	-

Tab. 36: Sammeltabelle der ökologischen Gruppen.

	20IG1		19I19kG3 (6)		19/20IG3 (1)		20kF4 (6)		87.30.1.		20iF2A (4)	
	A (%)	I (%)	A (%)	I (%)	A (%)	I (%)	A (%)	I (%)	A (%)	I (%)	A (%)	I (%)
W	10 (30,3)	105 (21,8)	11 (36,7)	93 (27,0)	10 (31,2)	62 (31,6)	8 (36,4)	33 (32,3)	7 (50,0)	12 (48,0)	6 (66,7)	9 (69,2)
Wf	3 (9,1)	10 (2,1)	1 (3,3)	4 (1,2)	2 (6,2)	3 (1,5)	2 (9,1)	4 (3,9)	1 (7,1)	2 (8,0)	1 (11,1)	1 (7,7)
W(Wf)	1 (3,0)	1 (0,2)	1 (3,3)	3 (0,9)	1 (3,1)	3 (1,5)	1 (4,5)	2 (2,0)	1 (7,1)	1 (4,0)	-	-
Wf(Of)	1 (3,0)	1 (0,2)	1 (3,3)	1 (0,3)	1 (3,1)	1 (0,5)	-	-	-	-	-	-
W(Ws)	1 (3,0)	10 (2,1)	1 (3,3)	8 (2,3)	1 (3,1)	2 (1,0)	1 (4,5)	3 (2,9)	-	-	-	-
Ws(S)	-	-	1 (3,3)	2 (0,6)	1 (3,1)	1 (0,5)	-	-	-	-	-	-
W,Ws(M)	1 (3,0)	2 (0,4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
W(M)	5 (15,1)	130 (27,0)	3 (10,0)	96 (27,9)	4 (12,5)	53 (27,5)	2 (9,1)	23 (22,5)	2 (14,3)	5 (20,0)	1 (11,1)	2 (15,4)
W(H)	4 (12,1)	63 (13,1)	4 (13,3)	26 (7,5)	4 (12,5)	25 (12,7)	1 (4,5)	11 (10,8)	2 (14,3)	4 (16,0)	1 (11,1)	1 (7,7)
Sf	-	-	-	-	1 (3,1)	2 (10,0)	-	-	-	-	-	-
S(Sf)	-	-	-	-	1 (3,1)	1 (0,5)	-	-	-	-	-	-
O(Ws)	1 (3,0)	13 (2,7)	1 (3,3)	13 (3,8)	1 (3,1)	1 (0,5)	1 (4,5)	2 (2,0)	-	-	-	-
O (XS)	-	-	-	-	-	-	1 (4,5)	1 (1,0)	-	-	-	-
M	1 (3,0)	2 (0,4)	1 (3,3)	2 (0,6)	1 (3,1)	1 (0,5)	-	-	-	-	-	-
Mf	-	-	-	-	1 (3,1)	3 (1,5)	-	-	-	-	-	-
M(W)	1 (3,0)	4 (0,8)	1 (3,3)	1 (0,3)	-	-	1 (4,5)	3 (2,9)	-	-	-	-
M(P)	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (7,1)	1 (4,0)	-	-
H	-	-	-	-	-	-	1 (4,5)	1 (1,0)	-	-	-	-
H(Of)	1 (3,0)	1 (0,2)	1 (3,3)	2 (0,6)	-	-	-	-	-	-	-	-
H(M)	1 (3,0)	22 (4,6)	1 (3,3)	17 (4,9)	1 (3,1)	10 (5,1)	1 (4,5)	4 (3,9)	-	-	-	-
H(Mf)	1 (3,0)	115 (23,8)	1 (3,3)	74 (21,5)	1 (3,1)	24 (12,2)	1 (4,5)	14 (13,7)	-	-	-	-
P	1 (3,0)	3 (0,6)	1 (3,3)	2 (0,6)	1 (3,1)	3 (1,5)	1 (4,5)	1 (1,0)	-	-	-	-

Tab. 43: Sammeltabelle der ökologischen Gruppen.

	6hE2		6gF2		6hG2		6hH1		6gH3		6hH5	
	A (%)	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**	**A (%)**	**I (%)**
W	15 (34,1)	82 (31,4)	13 (32,5)	120 (20,0)	11 (34,4)	67 (22,3)	10 (30,3)	31 (17,7)	8 (36,4)	15 (31,2)	11 (29,7)	37 (23,7)
Wf	3 (6,8)	19 (7,3)	3 (7,5)	65 (10,8)	3 (9,4)	47 (15,7)	3 (9,1)	11 (6,3)	1 (4,5)	1 (2,1)	3 (8,1)	10 (6,4)
W(Wf)	2 (4,5)	5 (1,9)	2 (5,0)	2 (0,3)	-	-	-	-	-	-	-	-
Wf(Of)	-	-	-	-	1 (3,1)	1 (0,3)	-	-	-	-	-	-
Wt(Wf)	-	-	1 (2,5)	1 (0,2)	1 (3,1)	3 (1,0)	-	-	-	-	-	-
W(Ws)	1 (2,3)	1 (0,4)	1 (2,5)	4 (0,7)	1 (3,1)	6 (2,0)	1 (3,0)	4 (2,3)	-	-	1 (2,7)	2 (1,3)
Ws(S)	-	-	-	-	-	-	1 (3,0)	1 (0,6)	-	-	-	-
Ws(Of)	1 (2,3)	1 (0,4)	-	-	-	-	1 (3,0)	1 (0,6)	-	-	-	-
W,Ws(M)	1 (2,3)	3 (1,1)	1 (2,5)	2 (0,3)	1 (3,1)	1 (0,3)	-	-	-	-	1 (2,7)	3 (1,9)
W(M)	6 (13,6)	56 (21,4)	4 (10,0)	124 (20,7)	4 (12,5)	33 (11,0)	4 (12,1)	20 (11,4)	4 (18,2)	14 (29,2)	4 (10,8)	22 (14,1)
Wf(Mf)	1 (2,3)	8 (3,1)	1 (2,5)	2 (0,3)	-	-	-	-	-	-	1 (2,7)	1 (0,6)
W(H)	4 (9,1)	28 (10,7)	4 (10,0)	59 (9,8)	4 (12,5)	32 (10,7)	4 (12,1)	20 (11,4)	2 (9,1)	4 (8,3)	5 (13,5)	21 (13,5)
W(H),Ws(S)	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (4,5)	1 (2,1)	-	-
W(H)Wf	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (4,5)	1 (2,1)	-	-
Sf	1 (2,3)	1 (0,4)	1 (2,5)	4 (0,7)	1 (3,1)	5 (1,7)	1 (3,0)	2 (1,1)	-	-	1 (2,7)	1 (0,6)
O(Ws)	1 (2,3)	4 (1,5)	-	-	1 (3,1)	1 (0,3)	-	-	-	-	1 (2,7)	11 (7,0)
O,Ws(H)	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (4,5)	1 (2,1)	-	-
M	-	-	1 (2,5)	1 (0,2)	-	-	-	-	-	-	-	-
Mf	1 (2,3)	14 (5,4)	1 (2,5)	7 (1,2)	1 (3,1)	10 (3,3)	1 (3,0)	4 (2,3)	-	-	1 (2,7)	2 (1,3)
M(W)	1 (2,3)	2 (0,4)	1 (2,5)	5 (0,8)	-	-	1 (3,0)	7 (4,0)	-	-	1 (2,7)	7 (4,5)
M(P)	2 (4,5)	2 (0,8)	2 (5,0)	6 (1,0)	-	-	1 (3,0)	1 (0,6)	-	-	-	-
H(Of)	1 (2,3)	1 (0,4)	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (2,7)	1 (0,6)
H(M)	1 (2,3)	1 (0,4)	-	-	1 (3,1)	5 (1,7)	1 (3,0)	3 (1,7)	1 (4,5)	2 (4,2)	1 (2,7)	1 (0,6)
H(Mf)	1 (2,3)	16 (6,1)	1 (2,5)	34 (5,7)	1 (3,1)	12 (4,0)	1 (3,0)	28 (16,0)	1 (4,5)	1 (2,1)	1 (2,7)	16 (10,2)
H,M(X)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1 (2,7)	1 (0,6)
P	-	-	1 (2,5)	3 (0,5)	-	-	1 (3,0)	4 (2,3)	1 (4,5)	3 (6,2)	1 (2,7)	4 (2,6)
PPp(L)	1 (2,3)	17 (6,5)	1 (2,5)	159 (26,5)	1 (3,1)	77 (25,7)	1 (3,0)	37 (21,1)	1 (4,5)	5 (10,4)	1 (2,7)	14 (9,0)
Q	-	-	1 (2,5)	1 (0,2)	-	-	1 (3,0)	1 (0,6)	-	-	1 (2,7)	2 (1,3)